577.05
P22

PFLÜGER'S ARCHIV

FÜR DIE GESAMTE

PHYSIOLOGIE

DES MENSCHEN UND DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

MAX VERWORN

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE UND DIREKTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS
DER UNIVERSITÄT BONN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. **BERNHARD SCHÖNDORFF** IN BONN.

BAND HUNDERT UND SIEBZIG.

MIT 6 TAFELN UND 102 TEXTFIGUREN.

BONN, 1918.

VERLAG VON MARTIN HAGER.

Inhalt.

Erstes, zweites, drittes, viertes, fünftes und sechstes Heft.

Ausgegeben am 25. März 1918.

Seite

Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere. Von J. S. Szymanski (Wien). (Mit 59 Textfiguren) 1

Über die sekretorische Innervation der Nebennieren. (Kritische Bemerkungen über die Arbeiten von: Ascher, Elliott, Cannon und de la Paz, Anrep, Tscheboksareff, Kahn und Eiger.) Von Prof. Dr. L. Popielski. (Aus dem Institut für experimentelle Pharmakologie der Universität Lemberg) 245

Über die chemischen Erreger der Magendrüsen. Erster Teil. Der Einfluss von Organextrakten auf die Sekretion des Magensaftes. Von Privatdozent Dr. Z. Tomaszewski, Assistent der medizinischen Klinik. (Aus dem Institute für experimentelle Pharmakologie der Universität Lemberg) 260

Die physikalisch-chemische Theorie der Narkose. Von Dr. Julius Vészi, Privatdozent für Physiologie in Bonn. (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Universität und dem Kriegsspital der Finanzinstitute Budapest) 313

Siebentes, achtes und neuntes Heft.

Ausgegeben am 30. Juni 1918.

Beiträge zur Frage nach einem Farbensinne bei Bienen. Von C. Hess. (Mit 3 Textfiguren) 337

Untersuchungen zur Atmung getöteter Zellen. II. Mitteilung. Der Oxydationsvorgang in getöteter Hefe und Hefeextrakt. Von Otto Meyerhof. (Mit 3 Textfiguren.) (Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel) 367

Die Entstehung der Unterbrechungstöne bei Lochsirenen. Von Dr. E. Koch, Kiel. (Mit 8 Textfiguren) 476

16294

Seite

Zehntes, elftes und zwölftes Heft.

Ausgegeben am 15. August 1918.

Ewald Hering zum Gedächtnis. Von Siegfried Garten. (Aus dem Physiologischen Institut zu Leipzig) 501

Quantitative Untersuchungen über den Antagonismus von Giften. I. Mitteilung. Pilocarpin—Atropin. Von A. P. van Lidth de Jeude. (Mit 1 Textfigur.) (Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht) 523

Saiten- und Spulengalvanometer zur Aufzeichnung der Herzströme. Von P. Schrumpf und H. Zöllich. (Mit 24 Textfiguren.) (Aus dem medizinisch-poliklinischen Institute der Universität Berlin und dem elektromedizinischen Laboratorium der Siemens & Halske A.-G. Wernerwerk, Siemensstadt) 553

Über den Einfluss von Temperatur und Konzentration auf die Giftigkeit von Lösungen, besonders von Elektrolyten. Von Otto Hartmann, Graz. (Mit 3 Textfiguren und Tafel III und IV) 585

Biochemische Wirkungen des Lichtes. Von Dr. med. Fritz Schanz, Augenarzt in Dresden. (Hierzu Tafel I und II) 646

Über Spontanerholung des Froschherzens bei unzureichender Kationenspeisung. II. Mitteilung. Ein Beitrag zur Wirkung der Alkalien aufs Herz. Von O. Loewi. Hierzu Tafel V und VI.) (Aus dem pharmakologischen Institut der k. k. Universität Graz) 677

An die Mitarbeiter und Leser von Pflüger's Archiv . . . 695

Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere.

Von

J. S. Szymanski (Wien).

(Mit 59 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Vorwort 2

I. Beobachtungen und Versuche über angeborene Handlungen: 2

1. Untersuchungen über das Verhalten des Borstenwurmes Tubifex (mit 14 Figuren) 2
2. Wird die Frequenz der Herzkontraktionen durch starke Reizung des Raupenorganismus beeinflusst? 33
3. Über Abwehrreflexe bei Raupen (mit 6 Figuren) 37
4. Über Putzreflexe bei Insekten (mit 7 Figuren). 49
5. Die Schwankungen des Geotropismus bei dem Laubfrosch (mit 7 Figuren) 87
6. Die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Ringelnattern (mit 4 Figuren) 110
7. Beobachtungen über das der Nachtruhe vorangehende Verhalten der Vögel (mit 2 Figuren) 119

II. Versuche über die Entstehung der rezeptorisch-motorischen Gewohnheiten: 127

1. Versuche über die optische Rezeptionsfähigkeit der Hunde (mit 3 Figuren) 127
2. Untersuchungen über den Werdegang rezeptorisch-motorischer Gewohnheiten (mit 9 Figuren) 157
3. Ein experimenteller Beitrag zur Analyse der bei Entstehung neuer Gewohnheiten mitwirkenden Faktoren (mit 3 Figuren) . . 197

III. Allgemeine Betrachtungen über das Verhalten der Tiere: 220

1. Körperstellungen als Ausdruck der inneren Zustände der Tiere (mit 4 Figuren) 220
2. Der Umfang der rezeptorischen und Aktionssphäre 237

Vorwort.

Die Abhandlungen, die in diesem Heft gesammelt sind, verfolgen trotz des heterogenen Inhalts samt allen meinen früheren Untersuchungen das einheitliche, klar erkannte und bestimmte Ziel: sie sollen ihren Anteil zum Aufbau der vergleichenden Lehre von der Handlung beitragen. Diese gleichfalls für Theorie wie auch für Praxis so überaus wichtige Lehre befindet sich heute noch im Werden. Um ihre Begriffe und Grundlagen mehr oder weniger scharf zu präzisieren, müssen noch viele und die weitestgehenden experimentellen Untersuchungen und Beobachtungen sowohl an Tieren wie auch an Menschen mit Hilfe objektiver Methoden unternommen werden. Wir sind erst im Stadium des Schaffens der für diese Zwecke geeigneten methodischen Verfahren. Sollten diese Abhandlungen neben den Arbeiten anderer Forscher einen Beitrag in dieser Hinsicht liefern und zu weiteren Untersuchungen Anregung geben, so wären sie nicht umsonst ausgeführt.

Alle in diesem Heft niedergelegten Untersuchungen wurden im physiologischen Institut der Universität Wien, Abteilung des Herrn Prof. Kreidl, durchgeführt.

Herrn Prof. Kreidl für sein stetes hilfreiches Entgegenkommen und die liberalste Unterstützung meiner Bestrebungen möchte ich den herzlichsten, tief empfundenen Dank aussprechen.

I. Beobachtungen und Versuche über angeborene Handlungen.

1. Untersuchungen über das Verhalten des Borstenwurmes Tubifex.

Das soziale Verhalten einer Tierart lässt sich bloss durch das Studium der Reaktionen des Einzelindividuums begründen und dem Verständnis näher bringen. Denn im angeborenen Verhalten des Individuums muss die Grundlage und überhaupt die Möglichkeit des Zustandekommens einer Kolonie liegen. Wenn man diese logische Voraussetzung nicht von vornherein als Vorbedingung für erfolgreiche Untersuchung der Gesellschaftsbildung im Tierreiche annimmt, so ist man notwendigerweise gezwungen, zu allerlei metaphysischen Begriffen als angeblichen Erklärungsgründen Zuflucht zu nehmen. („Geist des Bienenstockes“ u.s.f.) Was das Verhalten der sozialen Tiere wider dem Verhalten der Vertreter der einzeln lebenden Arten

bei analytischer Untersuchung kennzeichnet, sind die Reaktionen, für die das andere Individuum der gleichen Art, sei es direkt, sei es indirekt, als spezifischer positiver Reiz konstant dient. Sollte man diese Reaktionsseite beim Untersuchen der Einzelindividuen einer Art, deren Vertreter im dichten Durcheinander oder gar in scheinbar geordneten Kolonien zu leben pflegen, vermissen, so kann von einem sozialen Leben keine Rede sein. Höchstens lassen sich derartige Anhäufungen vieler Individuen im engen Raum als ein durch Lokomotionsart und Fortpflanzungsverhältnisse bedingtes Nebeneinanderleben erachten [1]).

Unter diesem Gesichtspunkte unternahm ich die Analyse des Verhaltens unserer einheimischen Wurmart Tubifex, der ganze Rasen in den schlammigen Gewässern bildet.

Brehm schildert die Lebensweise dieses Wurmes folgendermaassen:

„Eine höchst gemeine Art ist Tubifex rivulorum, ein 1—2 cm langes, rötliches, durchscheinendes Würmchen, das man zu Tausenden und aber Tausenden auf dem schlammigen, fauligen Grunde von Gräben und Bächen findet. Sie stecken mit dem Vorderteil im Schlamme, wo sie sich eine geräumige Röhre gewühlt haben. Das herausstehende Hinterende ist unausgesetzt in schwingender und schlängelnder Bewegung, wohl der Atmung wegen. Gewöhnlich sind sie so dicht beieinander, dass die Oberfläche des Schlammes rotgefärbt erscheint, und bei leiser Annäherung lassen sie sich im Wedeln nicht stören. Sobald man aber einen Schlag aufs Wasser tut, verschwindet die ganze Gesellschaft im Nu einige Zentimeter tief in ihre übelriechenden Verstecke“ [2]).

Wenn eine genügende Anzahl von Individuen vom Schlamm gereinigt und in ein Gefäss mit durchfliessendem Wasser gesetzt wird, schlingen sich die Würmer umeinander und bilden schöne

1) Vgl. auch meine Arbeit „Zur Analyse der sozialen Instinkte“. Biol. Zentralbl. Bd. 33 S. 649 ff. 1913.

2) Brehm, Tierleben Bd. 10, 3. Aufl., S. 115. 1893. Vgl. auch N. Lampert, Das Leben der Binnengewässer S. 274. 1899. Wie zahlreich eine Tubifex-Kolonie sein kann, beweist die von E. Hentschel zitierte Angabe, dass durch die rote Farbe, welche zahllose Leiber von Tubifex dem Boden geben, sich zuweilen die Mär von blutigen Teichen gebildet hat (E. Hentschel, Das Leben des Süsswassers S. 175. 1909).

kugelrunde Kolonien, aus denen die pendelnde Bewegung ausführenden Hinterleiber der Einzelindividuen herausragen.

Ich habe mir nun die folgenden Fragen gestellt:

1. bilden die Tiere in der Natur echte oder vielmehr Pseudokolonien, und
2. ist das Sichzusammenballen der frei in reine Wasser gesetzten Tiere ein Äquivalent für die Koloniebildung unter den veränderten Lebensbedingungen (Mangel an schlammiger Unterlage); oder aber ist die Kugelbildung der Ausdruck für eine etwaige andere Verhaltensart?

Um diese Fragen einigermaassen beantworten zu können, habe ich einerseits das Verhalten der Einzelindividuen einer experimentellen Untersuchung unterworfen; andererseits habe ich die Bildung von Kolonien, die ich in Gefässen, deren Boden statt mit Schlamm mit feinem Sand bedeckt war (zwecks bequemerer Beobachtung!), entstehen liess, beobachtet.

Mit diesen Beobachtungen bezweckte ich, zunächst festzustellen, ob die Würmer diejenigen Verhaltungsarten zeigen, die die Bildung der echten Kolonien ermöglichen könnten. Sollte dies der Fall sein, wollte ich daraufhin umgekehrt die Reaktionen, die ich bei der Analyse des Verhaltens der Einzelindividuen vermutlich als die Koloniebildung bewirkenden annehmen dürfte, in der Entstehungsweise einer Kolonie wiederfinden.

Der Erforschung der Reaktionen auf allerlei Reize schicke ich die Untersuchung der Lokomotionsarten von Tubifex voraus.

In ein Gefäss mit Wasser gesetzt, zeigen viele Würmer zunächst sonderbare Krümmungen und Windungen, deren Eigenart schon dem wohl ältesten Beobachter dieser Tierart, Jacob Christian Schäffer in Regensburg, aufgefallen ist, wie dies die folgende Stelle aus der diesbezüglichen Schrift dieses Naturforschers zu beweisen scheint:

„Manchmal machen sie (die Tubifex, die Schäffer Wasseraale nennt) lauter grosse oder kleine Schlangenkrümmungen, Wellen und Bogen, und zwar bald mit dem ganzen Leibe, bald nur mit dem oberen oder mittleren oder unteren Teil allein. Manchmal erhebt sich der Leib ohne alle Krümmungen in die Höhe, und bald darauf macht der obere Teil einen Bogen oder schlängelt sich ein- und mehrmals in einem grossen oder kleinen Ring über den Leib hinüber und herüber. Und was dergleichen abwechselnde Stellungen und

Bewegungen mehr sind, davon wird man sich aus der Abbildung die beste Vorstellung machen können“ [1]).

Diese Beschreibung und die Abbildungen Schäffer's beziehen sich auf die im Schlamm sitzenden Würmer. Dass aber auch die

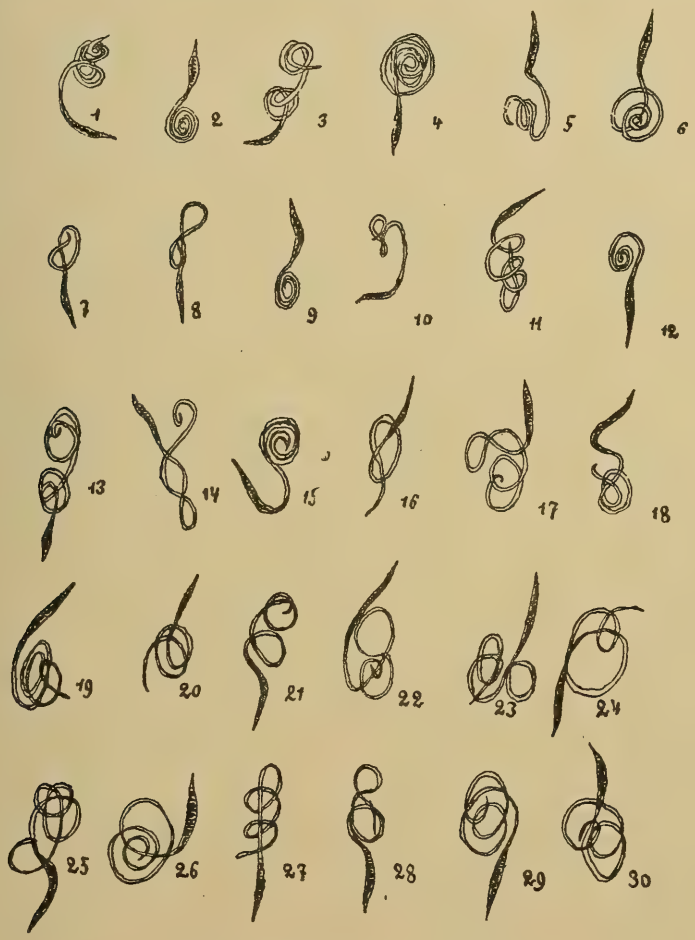


Fig. 1. Bewegungsstudien von Tubifex.

im Wasser frei kriechenden Tiere wunderliche Krümmungen und Windungen ausführen und verschiedene Stellungen einnehmen, darüber gibt die obenstehende Figur am besten Bescheid. (Fig. 1.)

---

1) D. Jacob Christian Schäffer, Abhandlungen über Insekten Bd. 1 S. 311. 1746. (Aufsatz „von einer besondern Art kleiner Wasseraale“.)

Ab und zu, besonders wenn man die Vorderleibspitze reizt (Fassen mit einer Pinzette, Berühren mit einem feinen Pinsel, Betupfen mit schwacher Salzsäure mittels einer kapillar ausgezogenen Pipette), beobachtet man eine Reihe reflektorischer Bewegungen, welche in ihrer Gesamtheit wohl zu den elegantesten und eigenartigsten im Tierreiche gehören. Wenn man nämlich einen ruhig kriechenden Wurm am Vorderleib reizt (Fig. 2, *I*), so kann man vielfach beobachten, dass der Hinterleib, unmittelbar darauf oder nach einigen Krümmungen (*II, a* und *b*), sich um den Mittel- bis Vorderleib mehr oder weniger vollständig windet (*III, 1, a, b* und *c*); daraufhin zieht sich der Vorderleib nach rückwärts durch die Schlinge des Hinterleibes hindurch (*III, 2*), bis die Vorderleibspitze wieder frei zu liegen kommt; die Lage derselben ist jetzt dem Anfangsstadium mehr oder weniger entgegengesetzt gerichtet (*III, 3*). Schliesslich beginnt manchmal das Tier sich in der neu eingeschlagenen Richtung zu bewegen (Fig. 2).

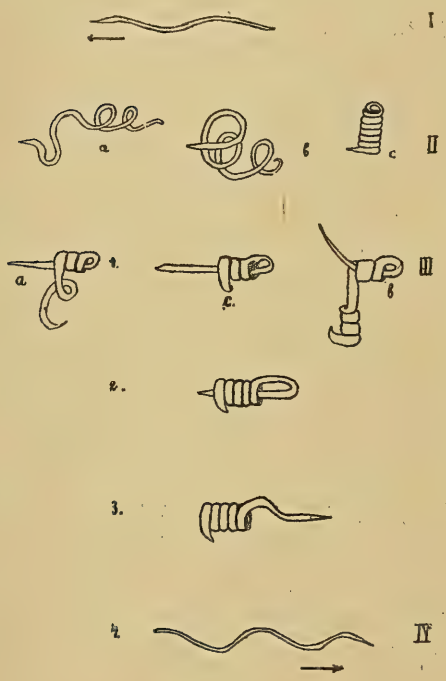


Fig. 2.

Eine ebenfalls eigenartige Stellung nimmt das Tier ein, wenn das Gefäss, in dem es frei kriecht, stark erschüttert ist. Das Tier windet sich derart spiralartig, dass die einzelnen Windungen dicht übereinander zu liegen kommen.

In dieser Stellung bleibt der Wurm ein Zeitlang (Fig. 2, *II, c*) ruhig liegen, bevor er sich wieder zu bewegen beginnt. Alle diese zu beobachtenden Bewegungen lassen sich vielleicht am besten in ihrer Art bestimmen, wenn wir die Bewegungen des Vorder- und Hinterleibes separat betrachten werden.

Der Vorder- und Hinterleib zeigt nämlich nicht die gleichen Bewegungsarten.

Die Grundform der Bewegung des Vorderleibes sind schlingende Bewegungen; die Grundform der Bewegung des Hinterleibes ist die Spiralenbildung. Dabei windet sich der Vorderleib zum Hinterleib.

Aus den Kombinationen dieser verschiedenen Bewegungsarten resultieren alle möglichen Bewegungsformen, die sich als Bildung von echten Knoten und Verschlingungen um eigene bzw. fremde Körper äussern. Die Fig. 1 soll dies veranschaulichen.

Neben den windenden Bewegungen und allerlei Krümmungen lässt sich eine andere Bewegungsart beobachten. Diese, die der progressiven Lokomotion dient, geht derart vor sich, dass der Wurm den Vorderleib möglichst weit nach vorn streckt und sich mit der Vorderleibspitze an der Unterlage festhaftet; daraufhin schiebt sich der Mittel- und Hinterleib in der Richtung der Vorderleibspitze; dann streckt sich wieder um der Vorderleib nach vorn u.s.f.; diese Bewegung hat auch Schäffer schon beschrieben. So schematisch, wie hier beschrieben, vollzieht sich allerdings die Fortbewegung in der Natur nicht.

Wenn man das Fortkriechen der Tiere beobachtet, gewinnt man den Eindruck, dass der Vorder- und Hinterleib sich unabhängig voneinander zu bewegen streben. Der Vorderleib führt kriechende, nach vorn gerichtete Bewegungen bzw. Probierbewegungen aus; der Hinterleib tendiert, Spiralbewegungen auszuführen.

Diese beiden Bewegungsformen scheinen antagonistisch zu sein. Wenn die Vorderleibreflexe Oberhand nehmen, kriecht der Wurm mehr oder minder geradlinig nach vorn. Wenn die Hinterleibreflexe an Intensität gewinnen, rollt sich der Wurm zusammen und dreht sich um.

Es war nun von Interesse, festzustellen, in welcher Beziehung beide Bewegungsarten zueinander stehen. Wird die ruhige Fortbewegung regelmässig in bestimmten Zeitintervallen durch die schlängelnden Bewegungen und Krümmungen unterbrochen? Oder stellt das Fortkriechen die normale Bewegungsart dar, und sind die Krümmungen bloss als Folgeerscheinungen der Überreizung aufzufassen?

Um diese Fragen zu beantworten, setzte ich in die Mitte einer Porzellanschale (21,5 × 28,5 cm), die mit einer ca. 1 cm tiefen Wasserschicht gefüllt war , einen Wurm und liess ihn während 20 Minuten umherkriechen. Den Weg des Wurmes habe ich auf einem Papierblatt gezeichnet; die Stellen, wo der Wurm Krümmungen ausführte,

wurden durch einen schwarzen Punkt markiert und mit einer laufenden Nummer versehen.

Den gleichen Versuch habe ich an 24 verschiedenen Individuen wiederholt. Die Ergebnisse sind in der Fig. 3 eingetragen; dabei ist zu bemerken, dass *T* die Wassertemperatur in Grad Celsius bedeutet[1]).

Die ausstrahlenden, gestrichelten Pfeile in den Abb. 4, 6, 7 sollen die Probierbewegungen andeuten; etwaige andere Bewegungen hat das Tier in diesen drei Fällen überhaupt nicht ausgeführt.

Wie die Einzelabbildungen zeigen, führt der ruhig kriechende, der Einwirkung starker Reize entzogene Wurm keine oder nur seltene Krümmungen aus (Abb. 21, 23, 24). Die Fälle, in denen Krümmungen öfters zu beobachten waren, beweisen, dass diese letztere Bewegungsart als Folge der Reizung zu betrachten wäre. Denn die Tiere führten diese Bewegung aus entweder zu Beginn des Versuches (Anfangserregung Abb. 8, 13, 19) oder aber zum Schluss, nachdem die Tiere mit dem als Reiz wirkenden Rand der Schale in Berührung gekommen waren (Abb. 14, 20, 22).

Die Auffassung der Krümmungen als Reizungserscheinungen wird weiter durch die Beobachtung an Tieren gerechtfertigt, die in Gefässen, deren Boden mit Sand bedeckt ist, gehalten wurden.

Diese Aquarien ahmen einigermaassen die normalen Lebensbedingungen in der freien Natur nach; nur dass Schlamm statt Sand zwecks bequemerer Beobachtung verwendet wurde.

In derartigen Aquarien graben sich die Tiere mit den Vorderleibern in den Sand ein, ähnlich wie sie dies unter normalen Bedingungen tun; bloss der Hinterleib ragt frei heraus und führt die mehrfach erwähnten pendelnden und schlängelnden Bewegungen aus. Die Wände der Aquarien bedecken sich mit einem bräunlich-schlammigen Überzug; das Wasser wimmelt von Infusorien, wie ich dies unter dem Mikroskop feststellen konnte. Diese Tiere liefern wahrscheinlich den Tubifex genügende Nahrung; wenigstens konnte ich die Tiere auf diese Weise lange Zeit halten und bequem beobachten.

---

1) Das Wasser für diesen und sämtliche unten beschriebene Versuche wurde aus dem grossen Gefäss entnommen, wo ich die Würmer ausserhalb der Versuchszeit gehalten habe, so dass die Wassertemperatur und Wasserbeschaffenheit nicht als Reiz dienen konnten.

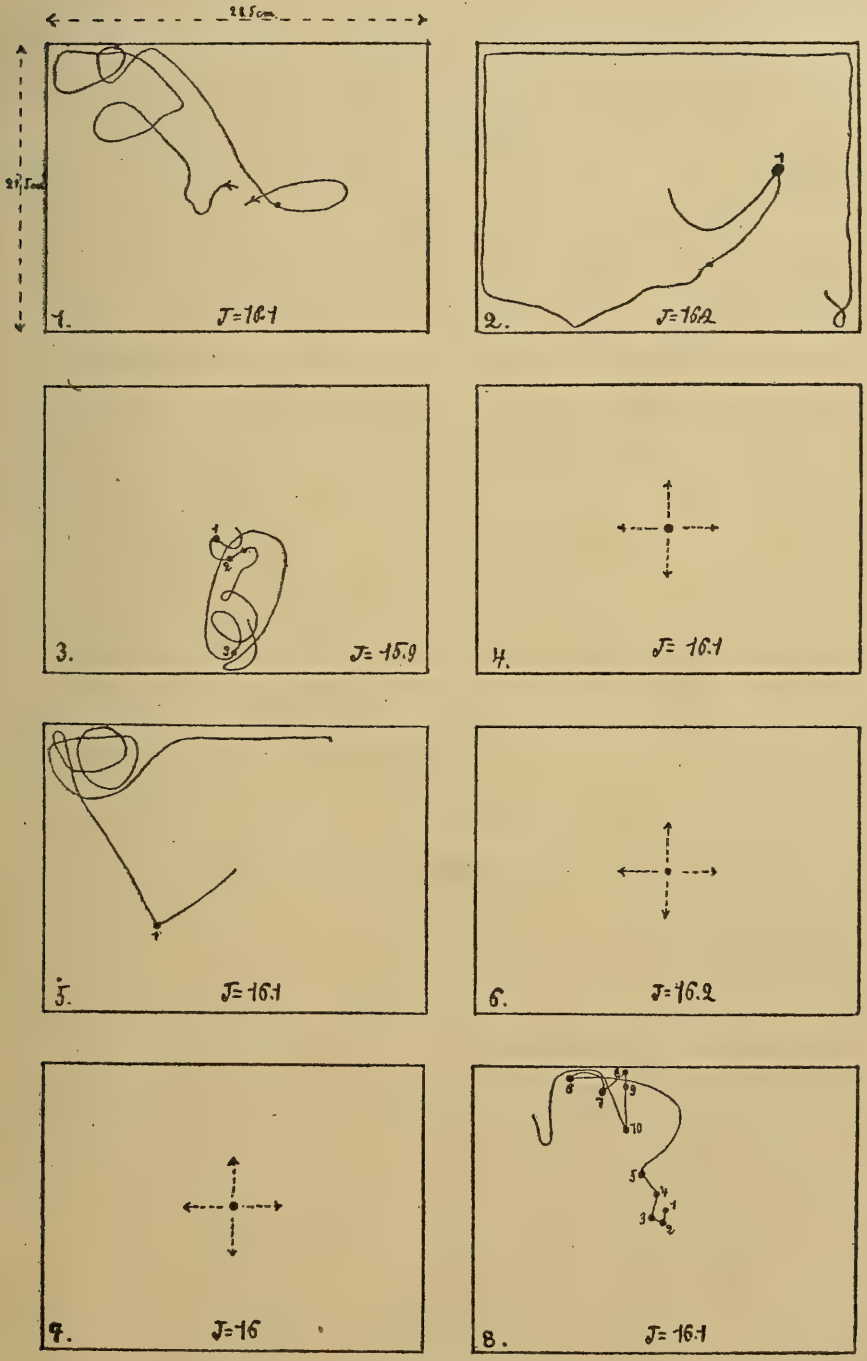
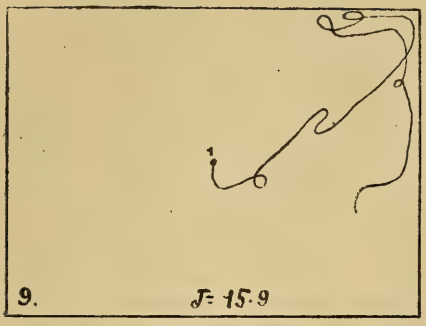
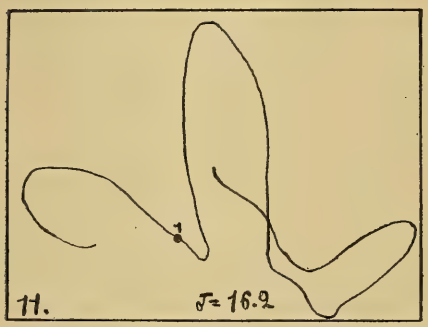
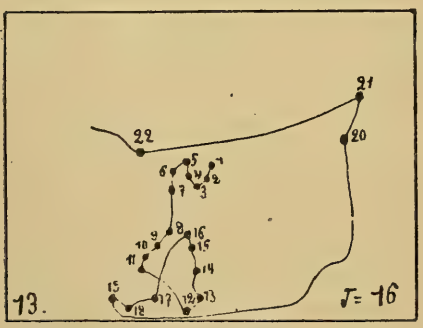
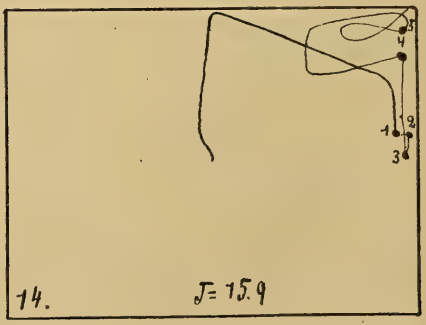


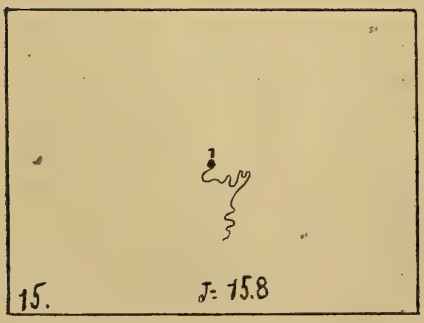
Fig. 3 (Abb. 1—8).











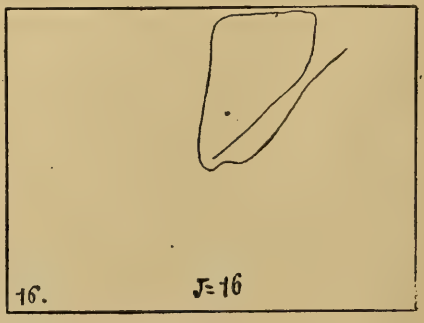
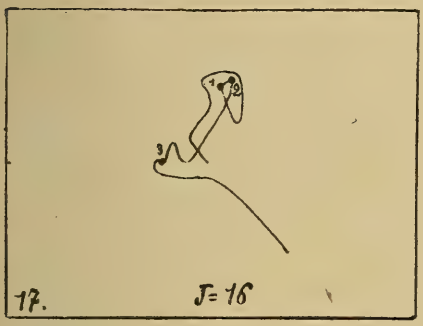
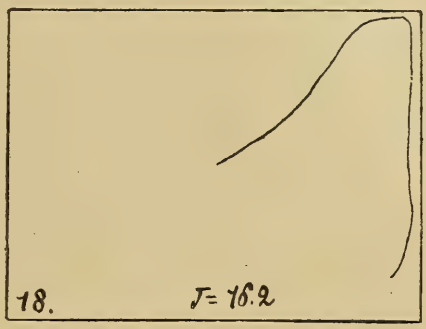
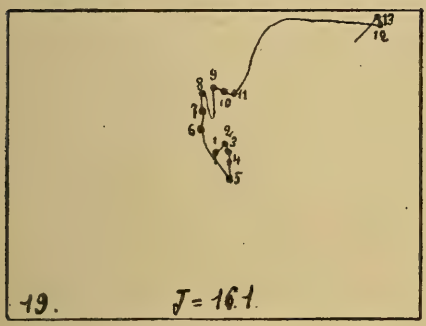
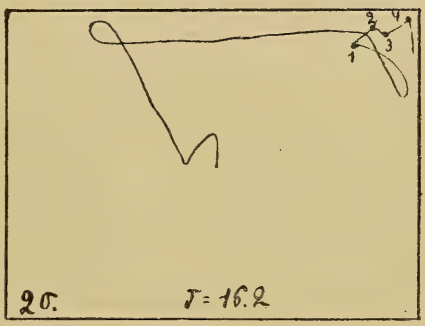


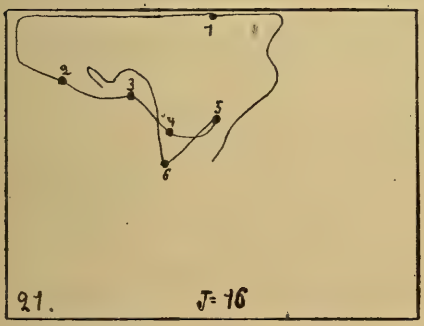
Fig. 3 (Abb. 9—16).

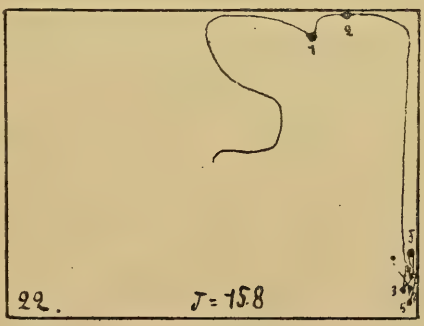


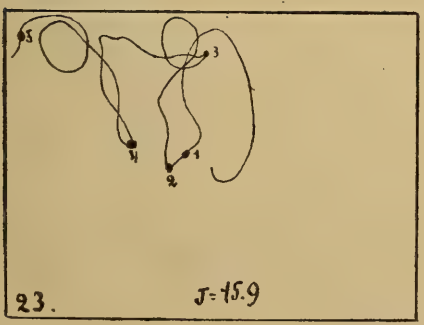












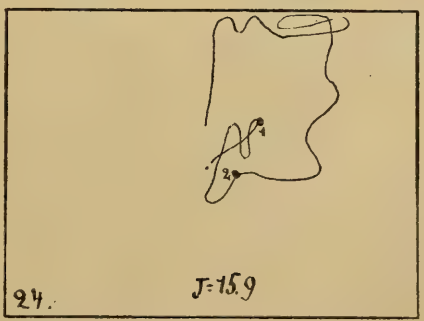


Fig. 3 (Abb. 17—24).

Um nun zur Frage der Bewegungsart der Würmer zurückzukehren, beobachtete ich wiederholt in den Aquarien, die also die normalen Lebensbedingungen nachahmen sollten, die kriechenden Würmer; indessen war ich stets bloss des ruhigen Kriechens, aber nicht der Krümmungen gewahr, so dass auch diese Beobachtung für die Auffassung der Krümmungen als Reizungserscheinungen spricht. Ein noch weiterer Beweis für diese Auffassung möchte ich hier bringen: wenn das Wasser in einem mit den Würmern gefüllten Gefässe bis zu 30° C. erwärmt wird, so beginnen die bis dahin ruhig kriechenden Tiere die heftigsten Krümmungen auszuführen.

Um die Beobachtungen über die Bewegungsarten der Tubifex abschliessen zu können, bleibt noch die pendelnde und gleichzeitig schlängelnde Bewegung des Hinterleibes der mit dem Vorderleib im Sande steckenden Würmer zu erwähnen. Diese Bewegungen, welche wahrscheinlich das Atmungsgeschäft zu besorgen haben, folgen mit ziemlicher Geschwindigkeit aufeinander: wie dies die nächstfolgende Tabelle, auf Grund der Untersuchung von 40 verschiedenen Individuen, zeigt, werden 150 Bewegungen in einer Minute bei einer Temperatur von 16,2° C. ausgeführt.

Tabelle 1.

Nummer des Tieres	50 Bewegungen in wieviel Sekunden bei Temp. 16,2° C.	Nummer des Tieres	50 Bewegungen in wieviel Sekunden bei Temp. 16,2° C.
1	17,7	21	20,5
2	19,6	22	19,3
3	19,7	23	19,7
4	19,4	24	19,5
5	19,5	25	18,9
6	19,2	26	18,4
7	20,5	27	20.0
8	20,7	28	19,3
9	20,5	29	21,1
10	21,9	30	19,1
11	24,4	31	18,1
12	18,9	32	18.1
13	17,8	33	16,4
14	17,7	34	20,8
15	21,9	35	26,3
16	18,5	36	19,5
17	21,9	37	19,1
18	20,9	38	17,3
19	19,3	39	20,3
20	23,7	40	20,3

Durchschnittszahl = 19,89, d. h. 2,5 Bewegungen in 1 Sekunde bzw. 150 Bewegungen in 1 Minute.

Wenn ich nun zum Untersuchen der rezeptorischen Sphäre übergehen soll, so möchte ich mit der Empfänglichkeit für die Aufnahme der mechanischen Reize beginnen. Bei der mechanischen Reizung der einzelnen Körperteile habe ich folgende motorische Reaktionen beobachtet:

1. Bei Berührung mit einem Seidenfaden an der Vorderleibspitze eines im Wasser frei kriechenden Wurmes zieht sich das Vorderende zurück; gleichzeitig führt das Hinterende die windenden Bewegungen aus.

2. Bei wiederholten Reizungen des Vorderteiles eines im Wasser freikriechenden Wurmes schlägt dieser eine Bewegungsrichtung ein, die zu dem früheren unter einem Winkel von 90, bzw. 180 ° steht.

3. Bei taktiler schwacher Reizung des Hinterleibes eines im Wasser frei kriechenden Individuums führt bloss dieser die windenden Bewegungen aus; der Vorderleib setzt seine Probierbewegungen fort.

4. Bei leiser Berührung des Hinterleibes eines mit dem Vorderleib im Sande steckenden Wurmes tritt keine merkliche Reaktion ein; bei stärkerer mechanischer Reizung, Berührung, Erschütterung, zieht sich urplötzlich der Hinterleib in sein Rohr zurück: die Nachwirkung des Reizes, von dem Moment des Verschwindens im Rohr bis zum Moment der Aufnahme der pendelnden Bewegungen berechnet, kann von einigen Sekunden bis zu zirka einer halben Minute fortdauern.

Die Untersuchung der Frage, ob der Wurm sich an die Reize gewöhnen kann, ergab keine unzweideutigen Resultate. Diese Untersuchung habe ich derart ausgeführt, dass ich eine Schale, in der viele Würmer mit den Vorderleibern im Sand steckten und mit den Hinterleibern die üblichen pendelnden Bewegungen ausführten, in schaukelnde Bewegung versetzte. Die Würmer zogen sich bei den ersten Bewegungen in ihr Rohr zurück. Bei der Fortsetzung der gleichen Bewegungen durch längere Zeit hindurch erschienen wieder hier und da einzelne Tiere und fuhren fort, die pendelnden Bewegungen mit den Hinterleibern auszuführen. Es scheint mir, dass die Tiere sich doch an die Einwirkung dieser Reizmodalität gewöhnten.

Die Einwirkung mechanischer Reize, und zwar der Erschütterung, untersuchte ich weiter folgendermaassen:

In eine Porzellanschale, deren Boden mit einem Papierblatt bedeckt war, liess ich aus einer Pipette Wassertropfen fallen; das Wasser hatte ungefähr die gleiche Beschaffenheit und Temperatur wie das Wasser des ständigen Aufenthaltsortes der Versuchstiere. Die Fallhöhe war 35 cm; die Häufigkeit 33 Tropfen in 1 Minute; der Umfang eines Tropfens betrug 0,078 ccm.

In die Mitte der Schale, in eine Entfernung von 10 cm vom fallenden Tropfen, setzte ich nun den Wurm, mit dem nach oben

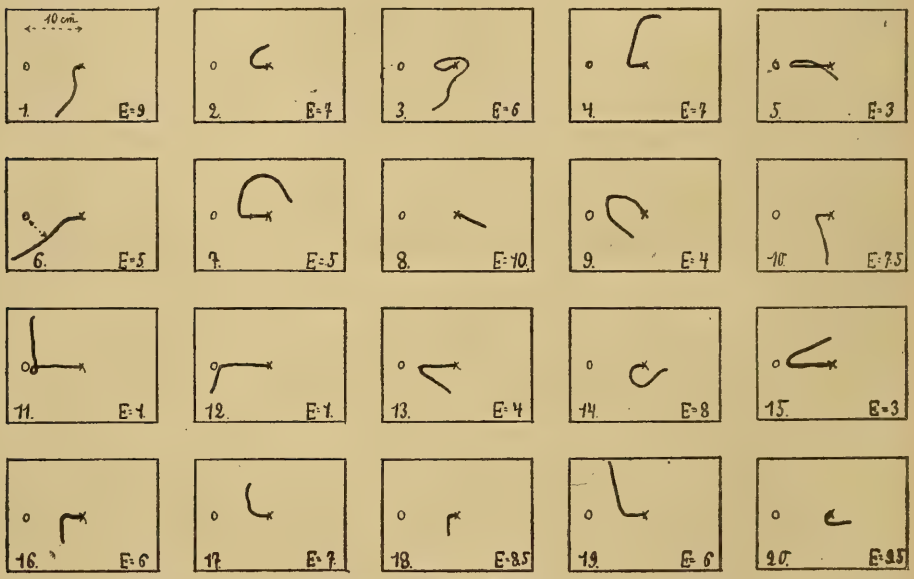


Fig. 4. Reaktion auf die Erschütterung. Als Reiz wurde die Kraft des fallenden Tropfens (Fallhöhe 35 cm, 33 Tropfen in 1 Minute, Umfang eines Tropfens 0,078 ccm). Der kleine Kreis bedeutet die Stelle des fallenden Tropfens, das Kreuz die Stelle, wo der Wurm mit der gegen die Reizquellen gerichteten Vorderspitze gesetzt wurde; *E* bedeutet die Entfernung zwischen der Reizquelle und der Stelle, wo der Wurm die Bewegungsrichtung änderte. Die Wassertemperatur betrug 15,3° C.

gerichteteten Vorderteil (dies bezieht sich auf die Abb. der Fig. 4). Diese Vorbedingung ist recht wichtig, denn der Wurm pflegt im Anfangsstadium jeder Bewegung diese Richtung einzuhalten, in welcher sich derselbe unmittelbar vor dem Auftreten der Bewegung des Vorderleibes befand[1]). Es ist also unentbehrlich bei allen

1) Vgl. auch hierzu die Arbeit von Morgulis über den Einfluss der Lage des Hinterleibes auf die Bewegungsrichtung in Americ. Journ. of comp. Neurol. and Psychol.

Versuchen, die die Fernwirkung einer Reizquelle feststellen sollen, den Wurm so zu plazieren, dass die Vorderleibspitze weder gegen den Reiz hin noch von dem Reiz weg gerichtet wird. Die passendste Lage des Wurmes wäre mit der Körperlängsachse senkrecht gegen die Richtung der als Reiz wirkenden Kraft. In diesen und sämtlichen derartigen unten beschriebenen Versuchen wurde der Wurm zum Versuchsbeginn stets in eine solche Lage gebracht. Nachdem also die Längsachse des Wurmkörpers in eine zur Richtung der Wasserwellen senkrechte Lage gebracht wurde, liess ich das Tier frei kriechen und die ihm zusagende Bewegungsrichtung einschlagen. Die Fig. 4 zeigt die Resultate der an 20 verschiedenen Individuen ausgeführten Versuche.

Wie der Verlauf der einzelnen Versuche zeigt, bewegte sich der Wurm in der Regel anfangs gegen die Reizquelle, um erst durchschnittlich in einer Entfernung von 4,3 cm von der Reizquelle umzukehren. Es scheint also, dass der Wurm auf schwache Wassererschütterungen positiv, auf starke negativ reagiert.

Dieses Ergebnis wird auch durch die Beobachtung der festsitzenden, also mit den Vorderleibern in einem Rohr steckenden und mit den Hinterleibern pendelnde Bewegungen ausführenden Würmer bestätigt. Diese Tiere reagieren auch auf starke Wassererschütterung mit einem Zurückziehen ihrer Hinterleiber ins Rohr; auf eine leise Wassererschütterung lassen sie sich in ihren pendelnden Bewegungen nicht stören.

Als die letzte Reaktion auf die Einwirkung der mechanischen Reize habe ich den Stereotropismus untersucht. Zwei Versuchsreihen wurden ausgeführt:

In der ersten Reihe habe ich Glasperlen, von denen jede im Durchmesser 4 mm maass, als spezifischen Reiz angewendet. In einer Glasschale, deren Boden mit einem Papierblatt bedeckt war, machte ich einen 3 cm breiten Ring aus dicht aneinanderliegenden Perlen. Der Wurm wurde in die Mitte des inneren, von Glasperlen freien Kreises (7 cm im Durchmesser) gesetzt.

Von Interesse war das Verhalten der Würmer, sobald sie den inneren bzw. den äusseren Rand des Perlenringes erreicht hatten. Wenn der Wurm positiv stereotropisch war, kehrte er nicht um, nachdem der Perlenring betreten war, sondern blieb innerhalb desselben und machte jedesmal kehrt, sobald er zum äusseren bzw. inneren Ringrand gelangt war. Die negativ stereotropischen Tiere verliessen

überhaupt den inneren Kreis nicht und krochen bei der Berührung mit dem inneren Rand des Perlenringes zurück. Schliesslich liessen sich die stereotropisch indifferenten Tiere durch den Perlenring in ihrer Bewegungsrichtung nicht beeinflussen[1]).

Die Fig. 5 zeigt den genauen Verlauf von Versuchen, die an 20 verschiedenen Individuen ausgeführt waren.

Fig. 5. Überwiegend positiver Stereotropismus des Tubifex. Der punktierte Ring, 3 cm breit, bedeutet einen mit Glasperlen (je eine Perle 4 mm Durchmesser) bedeckten Raum. Der Wurm wurde am Beginn jeden Versuches in der Mitte des durch den Ring begrenzten inneren Kreises (Durchmesser 7 cm) gesetzt. Die starken Linien bedeuten die Wege der Würmer. Die Zahlen rechts geben die Versuchsdauer (in Minuten) an. Die Versuche fanden in Dunkelkammern, bei dem Oberlichte einer elektrischen Lampe statt; die Wassertemperatur betrug bei den Versuchen 1 bis inkl. 10 146° C.; bei den Versuchen 10 bis inkl. 20 126° C.

Wie an den einzelnen Abbildungen zu ersehen ist, war bloss in einem Falle (Abb. 4) der Wurm negativ stereotropisch; in zehn Fällen (1, 6, 8, 8, 11, 13, 15, 16, 17, 19) liess sich das Tier in seinen Bewegungs-

1) Vgl. hierzu das Verhalten des Paramaecium Jenning's im Säuretropfen (Beschreibung und Abbildung in seinem „Verhalten der niederen Organismen").

richtungen bloss unbedeutend durch die Berührung mit den Perlen indifferent oder schwach positiv stereotropisch beeinflussen, und in neun übrigen Fällen erwies sich der Wurm stark positiv stereotropisch (2, 3, 5, 7, 10, 12, 14, 18, 20). Einen noch bedeutenderen

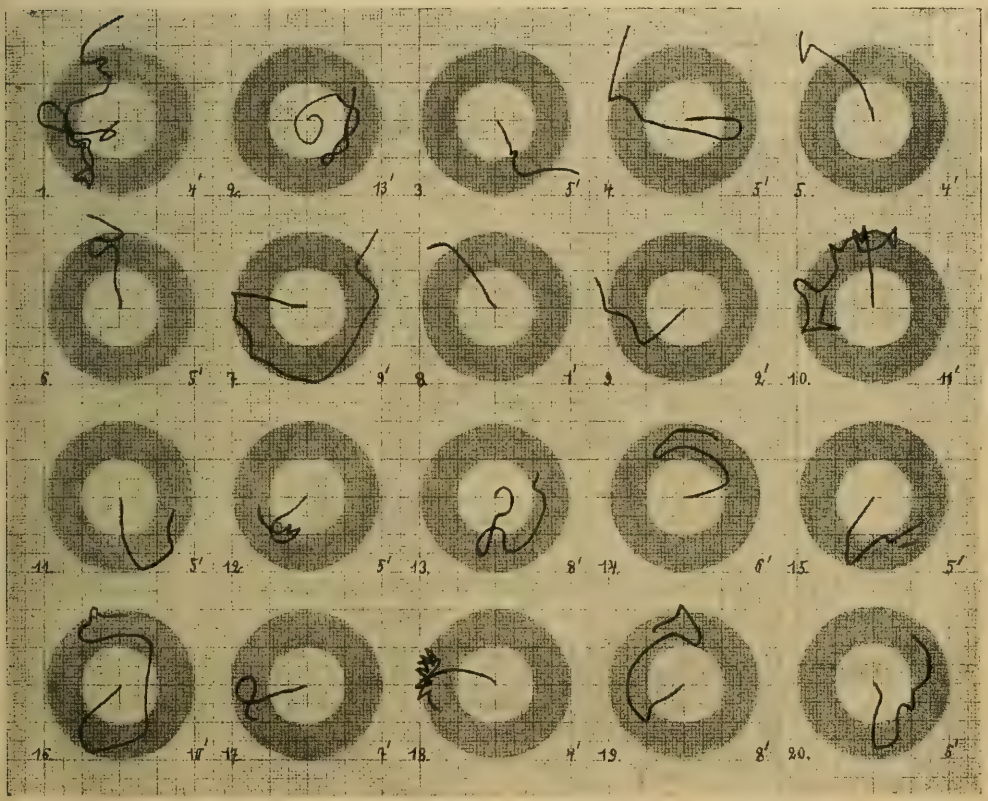


Fig. 6. Positiver Stereotropismus des Tubifex. Der dunkle Ring, 3 cm breit, bedeutet einen mit dünner Schicht Vogelsand bedeckten Raum. Der Wurm wurde am Beginn jeden Versuches in die Mitte des durch den Ring begrenzten inneren Kreises (Durchmesser 7 cm) gesetzt. Die starken Linien bedeuten die Wege der Würmer. Die Zahlen rechts geben die Versuchsdauer (in Minuten) an. Die Versuche fanden bei Tageslicht statt. Die Wassertemperatur betrug bei den Versuchen 1 bis inkl. 10 135° C., bei den Versuchen 11 bis inkl. 20 141° C.

positiven Stereotropismus zeigten die Tiere, wenn ich bei der gleichen Versuchsanordnung die Perlen durch reinen Vogelsand ersetzte (Fig. 6).

Bei der Einwirkung dieser Reizmodalität erwiesen sich bloss fünf Tiere als schwach positiv stereotropisch bzw. indifferent (3, 4, 5, 8, 9). Der Rest (15 Tiere) zeigte stark ausgesprochenen positiven Stereo-

tropismus (1, 2, 6, 7, 10 bis einschliesslich 20). Besonders lehrreich sind die Fälle 10 und 18.

Wenn wir nun ein allgemeines Urteil über die Empfänglichkeit der Tubifex für mechanische Reize fällen, so müssen wir diese Tierart als recht rezeptions- und reaktionsfähig gegenüber den verschiedenen Qualitäten der mechanischen Reizung ansehen.

Dieses Urteil wird durch die Beobachtung der Tiere in Aquarien bekräftigt: jede mechanische Reizung von genügender Intensität, sei es unmittelbare Berührung, sei es die Erschütterung der Unterlage, veranlasst die Würmer, ihren aus den Röhren herausragenden und in pendelnder Bewegung begriffenen Hinterleib blitzschnell zurückzuziehen. Dieses Verhalten der Würmer ist schon Schäffer aufgefallen, wie dies die folgende Stelle seiner diesbezüglichen Schrift beweist:

„Sobald sie (Tubifex) nur im geringsten berührt werden oder auch nur die mindeste Bewegung des Wassers verspüren, ziehen sie sich augenblicklich tief in ihre Löcher und in den Schlamm zurück“ [1]).

Bevor ich die Betrachtung der Empfindlichkeit des Tubifex auf mechanische Reize abschliesse, möchte ich noch die Versuche von Körner kurz erwähnen.

Körner hat nämlich gefunden, dass Tubifex auf Schallreize durch blitzschnelles Verschwinden im Schlamme reagiert; als Tonquelle diente Körner eine Membranpfeife. Über die Bedeutung dieses Versuches ist Körner vollkommen im klaren, indem er in Übereinstimmung mit Winterstein glaubt, dass „ihre Erklärung ..., zumal in Anbetracht der grossen Empfindlichkeit für mechanische Reize, keinerlei Schwierigkeit bietet. Es handelt sich offenbar um ein Phänomen, das dem grossen Gebiete der Summationserscheinungen einzuordnen ist, wie sie besonders bei der elektrischen Reizung allgemein bekannt sind; die schallosen Erschütterungen und Einzelwellen entsprechen den elektrischen Einzelschlägen, die rasch aufeinanderfolgenden Schallwellen den tetanisierenden Strömen, die ja so oft dort einen kräftigen Effekt erzielen, wo die Einzelreizung versagt“ [2]).

1) L. c. S. 313—314.

2) Vgl. hierzu O. Körner, Über das angebliche Hörvermögen der Fische, insbesondere des Zwergwelses. Zeitschr. f. Ohrenheilk. usw. Bd. 73 S. 270. 1916. — O. Körner, Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23 S. 554. 1909. — H. Winterstein, Über Reaktionen auf Schallreize bei Tieren ohne Gehörorgane. Zentralbl. f. Phys. Bd. 22 S. 759. 1908.

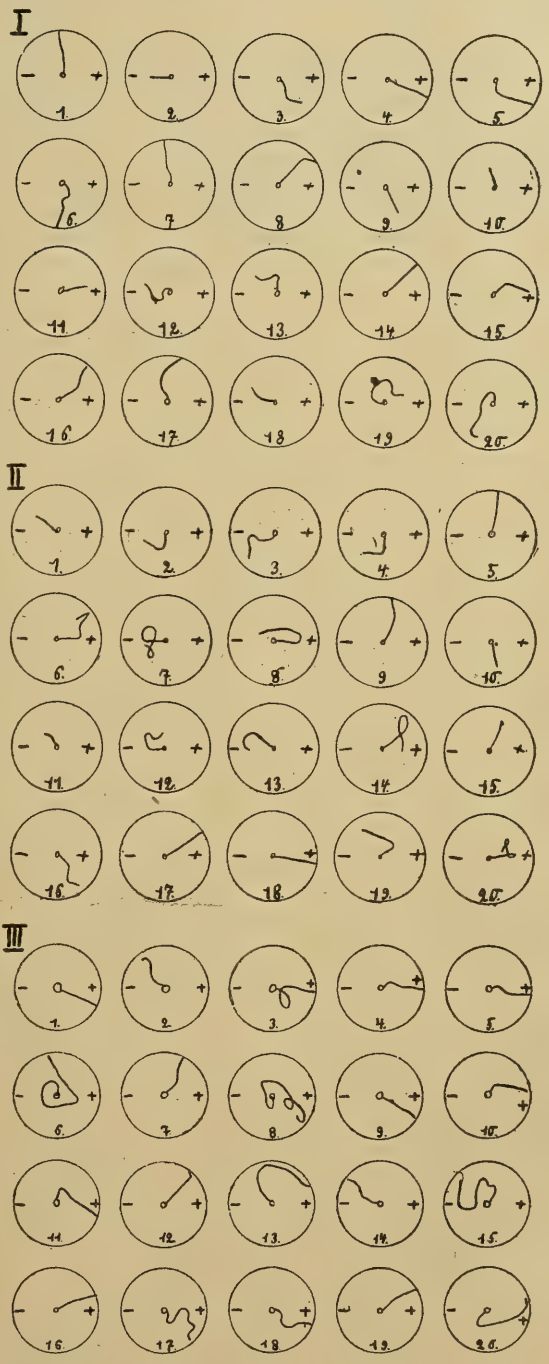


Fig. 7. Untersuchungen über den Geotropismus der Tubifex. Eine mit weissem Papier bespannte Glasscheibe von 17 cm Durchmesser wurde in ein mit Wasser gefülltes Gefäss unter den Winkel von 10° in erster Serie, von 20° in zweiter Serie und von 30° in dritter Serie gesetzt. Der Wurm wurde stets im Zentrum (durch den kleinen Kreis markiert) mit dem Vorderleib nach oben gesetzt. Das Zeichen — bedeutet den hochstehenden, das Zeichen + den tiefstehenden Scheibenrand. Die durchschnittliche Versuchsdauer betrug 2 Minuten. Die Wassertemperatur war in der ersten Serie 14,1°, in der zweiten 14° und in der dritten 12,6° C.

Die Reaktion der Tubifex auf Schallreize gehört hiermit in die Kategorie der Reaktionen auf mechanische Reize; sie bestätigt die oben festgesetzte ausserordentlich grosse Empfindlichkeit der Tubifex auf die letzteren Reizmodalitäten.

Die normale Lage der Würmer mit dem frei nach oben aufwärts ragenden Hinterleib und mit dem in einer Röhre steckenden, und mehr oder weniger abwärts gerichteten Vorderleib liess vermuten dass die Tiere sich gegen die Richtung der Erdachse zu orientieren verstehen. Es war interessant, zu untersuchen, ob auch die frei umherkriechenden Würmer dasselbe zu tun vermögen, mit anderen Worten, ob sie positiven bzw. negativen Geotropismus zeigen.

Ich habe den Geotropismus der Tubifex untersucht, indem ich die Neigungswinkel der Scheibe, auf der ich die Würmer kriechen liess, sukzessive gleich 2,5, 5, 10, 20, 30, 40, und 50° gemacht hatte.

Bei dem Neigungswinkel von 2,5 und 5° waren die Bewegungen der Tiere geotropisch indifferent; bei dem Winkel von 40° und insbesonbei 50° rollten die Tiere meistens passiv herab. Es bedürfen also bloss die mittleren Neigungswinkel 10, 20 und 30° einer näheren Erörterung. Die Ergebnisse der Versuche bei diesen Werten zeigt die Fig 7.

Um die Betrachtung der Abbildung zu erleichtern, und um die Resultate übersichtlicher zu machen, gebe ich folgende Tabelle an.

Neigungswinkel	Negativer Geotropismus		Positiver Geotropismus	
	Zahl der beobachteten Fälle	Korrespondierende Abbildungen der Fig. 7	Zahl der beobachteten Fälle	Korrespondierende Abbildungen der Fig. 7
10° (Serie I)	9	1, 2, 6, 7, 10, 12, 13, 18, 20	11	3, 4, 5, 8, 9, 11, 14, 15, 16, 17, 19
20° (Serie II)	9	1, 2, 3, 4, 7, 11, 12, 13, 19	11	5, 6, 8, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 20
30° (Serie III)	5	2, 6, 13, 14, 15	15	1, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 16, 17, 18, 18, 19, 20

Bei den Neigungswinkeln von 10 und 20° zeigten sich Tiere in fast der gleichen Zahl der Fälle ebenfalls negativ wie auch positiv

geotropisch. Bei dem Neigungswinkel von 30° schien der positive Geotropismus zu überwiegen. Da aber schon bei 40° die Tiere passiv herabrollen, und ich auch bei 30° viele Tiere herunterfallen gesehen habe, so bleibt die Frage offen, ob wir es hier mit einem wirklichen oder vielmehr mit einem Pseudo-Geotropismus zu tun haben. Es wäre wohl denkbar, dass bei so hohem Neigungswinkel die Körperschwere den Tieren die aufwärts gerichtete Bewegung gar nicht oder nur schwer ermöglicht und dadurch die nach abwärts gerichtete Bewegung bestimmt. Auch wenn ich den oberen, also hochstehenden

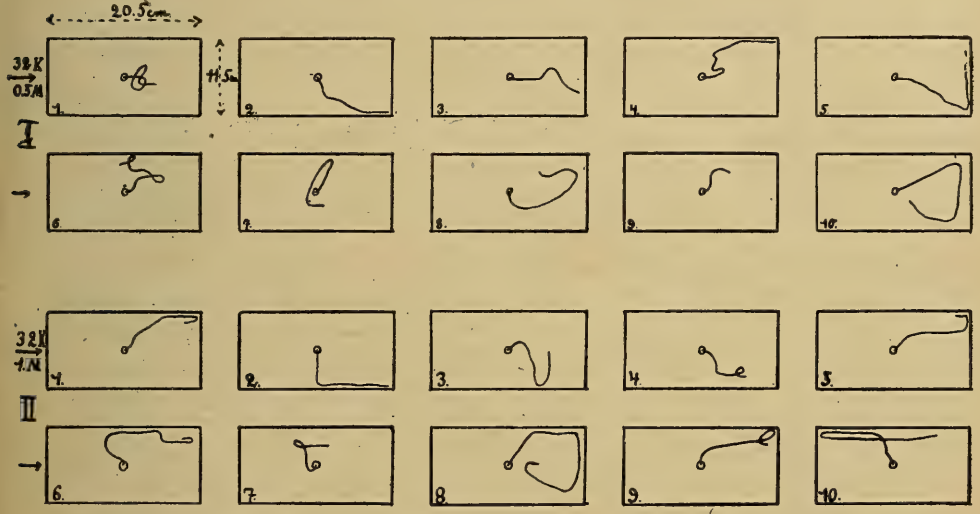


Fig. 8. Negativer Phototropismus der Tubifex. I. Der kleine Kreis bedeutet die Stelle, wo der Wurm zu Beginn jeden Versuches mit dem Vorderteil nach oben gesetzt wurde. Der Pfeil links zeigt die Richtung und Kraft (32 Kerzen × 0,5 m) der Lichtquelle an. Die krummen Linien markieren die Wege der Tiere. Die Würmer wurden vor dem Versuch dunkel adaptiert. Jeder Versuch dauerte 5 Minuten. Die Wassertemperatur war 14,5° C. II. Die Lichtquelle war 32 Kerzen × 1 m, also viermal geringer als in der Versuchsserie I. Die Wassertemperatur betrug 13,4° C. Das übrige war identisch mit der Versuchsserie I.

Rand der Glasscheibe mit der Sandschicht, die durch den Damarlack an ebener Unterlage festgehalten wurde, bedeckt habe, rollten viele Tiere, die an den Rand der Sandschicht gesetzt waren, passiv herab.

Angesichts dieser Tatsachen ist es sehr fraglich, ob der frei kriechende Wurm sich überhaupt geotropisch zu orientieren vermag.

Ebenfalls schwankend und unbestimmt sind die Reaktionen der Würmer auf Lichtreize.

Wenn ein Gefäss dem einseitig wirkenden Tageslicht ausgesetzt und dabei noch die vom Lichte abgekehrte Hälfte des Gefässes durch einen Schirm zugedeckt wird, so zeigen die im Gefäss plazierten Tiere keine besondere Orientierung gegen Lichtreize.

Anders scheint es zu sein, wenn der Versuch in einer Dunkelkammer mit einseitig wirkendem elektrischen Licht wiederholt wird. (Vgl. Fig. 8.)

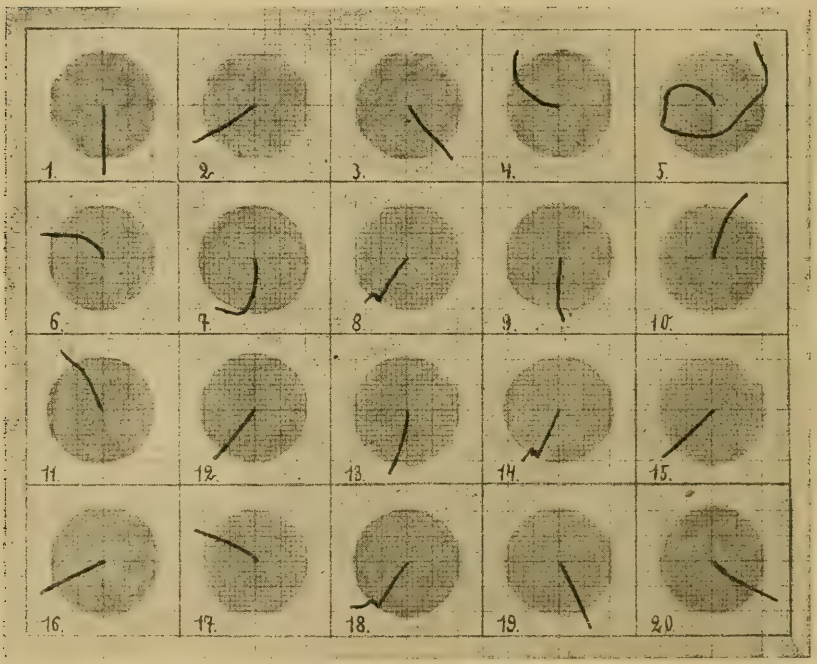


Fig. 9. Untersuchung der Unterschiedsempfindlichkeit. Knapp über die Oberfläche einer mit Wasser gefüllten Schale wurde ein dunkler Kreis von 8 cm Durchmesser aufgehängt; oberhalb desselben wurde eine Lampe (32 Kerzen $\times$ 40 cm) untergebracht, so dass man auf dem Grunde der Schale einen Schattenkreis erhielt. Der Wurm wurde in die Mitte des Kreises gesetzt, und man beobachtete die Reaktionen des Wurmes an der Grenze zwischen Licht und Schatten. Der graue Kreis bedeutet den Schattenkreis, die stark ausgezogenen Linien sollen die Wege der Würmer markieren. Die Versuche fanden in dunklen Kammern statt. Die Wassertemperatur betrug 11,4° C.

Bei der einseitigen Beleuchtung von 32 Kerzen $\times$ 1 m und 32 Kerzen $\times$ 0,5 m zeigt die überwiegende Mehrzahl der Tiere negativen Geotropismus (bloss die Fälle 7 und 10 der II. Serie waren positiv phototropisch.)

Die Untersuchung der Reaktion auf die Unterschiedsempfindlichkeit ergab ein völlig negatives Resultat: bei dem Übergang vom

Schatten zum Licht zeigte die überwiegende Mehrzahl der Würmer keine Änderung der Bewegungsrichtung und keine merkliche Abnahme der Geschwindigkeit (Fig. 9), bloss in der Abb. 5 ist eine deutliche positive Reaktion und in den Abb. 8, 14, 18 eine Andeutung einer positiven Reaktion wahrzunehmen.

Die Untersuchung der Reaktionen auf Lichtreize ergab, dass das Verhalten der frei sich bewegenden Tubifex im grossen und ganzen vom Licht nicht beeinflusst wird. Bloss in einem Falle, und zwar bei der Untersuchung des Phototropismus in der Dunkelkammer, erwiesen sich die Würmer der Lichtintensität von 32 Kerzen $\times$ 0,5 m (bzw. 1 m) gegenüber als reaktionsfähig im Sinne eines negativen Phototropismus.

Ich wollte nun den Wert und die Kraft dieser Reaktion untersuchen. Zu diesem Zwecke stellte ich der abstossenden Wirkung des Lichtes von 32 Kerzen $\times$ 0,5 m Intensität die anziehende Kraft der taktilen Reize (feiner Sand) derart gegenüber, dass ich beide Reize simultan auf die Tiere einwirken liess. Die Versuchsanordnung war folgende: Die Hälfte der Bodenfläche einer Schale habe ich mit einer dünnen Sandschicht bedeckt und in der Dunkelkammer mit der Lichtintensität von 32 Kerzen $\times$ 0,5 m von der Sandseite beleuchtet. Bei jedem Versuche war der Wurm in die Mitte des Gefässes auf den Sandrand mit nach oben (auf die Fig. 10 bezogen) gerichtetem Vorderleib gesetzt. Wenn nun die anziehende Kraft des Sandes (taktiler Reiz) sich stärker als die abstossende Kraft des Lichtes erweisen sollte, so müsste der Wurm auf die Sandschicht, also gegen das Licht zu kriechen. Sollte sich aber die abstossende Kraft des Lichtes mehr als die anziehende Kraft des Sandes (taktiler Reiz) geltend machen, so müsste der Wurm von der Lichtquelle weg, aber gleichzeitig hiermit auch vom Sand (taktiler Reiz) sich entfernen.

Die Ergebnisse dieses Versuches, der an 20 verschiedenen Individuen ausgeführt worden war, fasse ich in der Fig. 10 zusammen.

Die einzelnen Abbildungen der Fig. 10 zeigen, dass in 13 Fällen, also in 65 %, der positive Stereotropismus sich stärker als der negative Phototropismus erwies (Abb. 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 13, 15, 16, 17, 18, 20). In den übrigen sieben Fällen (35 %) gewann der negative Phototropismus die Oberhand (Abb. 3, 7, 10, 11, 12, 14, 19). Es geht aus diesen Versuchsergebnissen hervor, dass aller Wahrscheinlichkeit nach den taktilen Reizen eine grössere bionomische Bedeutung als den Lichtreizen im Leben des Tubifex zukommt.

Die bisherigen Untersuchungen bezogen sich auf die frei beweglichen Tiere. Dies entspricht allerdings nicht dem natürlichen Zustand der unter normalen Lebenbedingungen in der freien Natur lebenden Würmer; denn diese Tiere pflegen ja — wenn ungestört — mit dem Vorderleib im Schlamm vergraben zu stecken und mit dem Hinterleib die pendelnden Bewegungen auszuführen. Es war nötig, auch in dieser Lage, die für die Tiere als biologisch normal bezeichnet

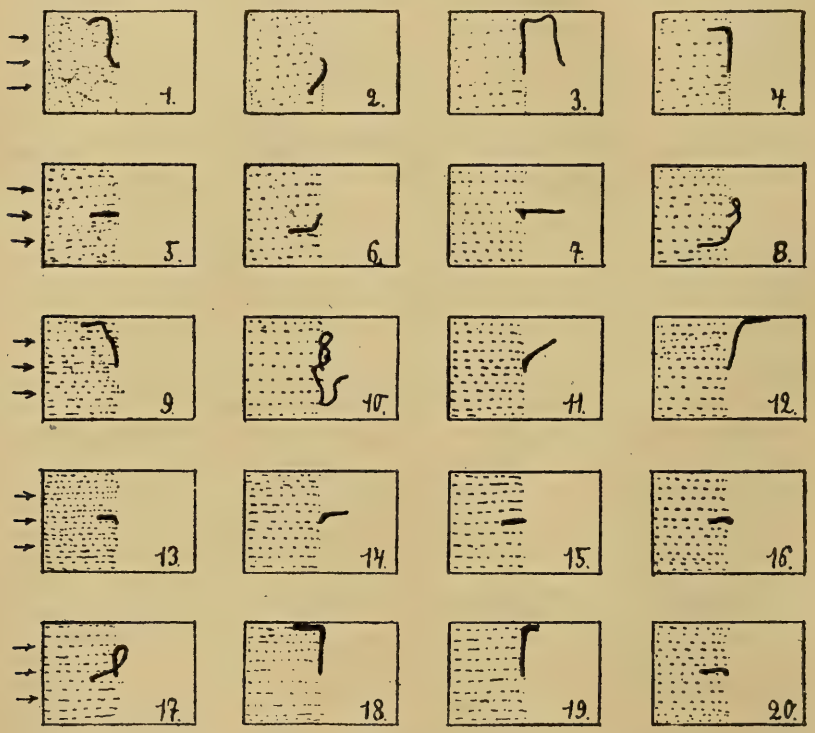


Fig. 10. Überwiegen des positiven Stereotropismus über den negativen Phototropismus. Die linke Hälfte einer Schale wurde mit dünner Sandschicht befüllt (punktiert); in der Dunkelkammer wurde das Gefäss von links mit 32 Kerzen $\times$ 0,5 m beleuchtet (die Pfeile zeigen die Richtung der Lichtstrahlen an). Der Wurm wurde auf den äussersten Rand der Sandschicht in die Mitte der Schale gesetzt. Die stark ausgezogenen Linien markieren die Wege der Tiere. Die Wassertemperatur betrug 16 ° C.

werden kann, die Versuche anzustellen. Und zwar war zu untersuchen, ob die Tiere bei der plötzlichen Belichtung bzw. bei der plötzlichen Beschattung, also bei der Lichtzu- bzw. -abnahme durch Zurückziehen des freiragenden Hinterkörpers ins Wohnrohr reagieren würden („Schreckreaktion"). Es hat sich herausgestellt, dass die Würmer

sowohl in diesem wie auch in jenem Falle, also bei der Belichtung bzw. bei der Beschattung, ruhig auf der Oberfläche bleiben, ihre pendelnden Bewegungen auszuführen fortsetzen und überhaupt keine merkliche motorische Reaktion zeigten.

Also auch in dem Falle, in dem die Versuche an den festsitzenden Tieren ausgeführt waren, liess sich keine merkliche Veränderung des Verhaltens beobachten.

Um die Einwirkung der chemischen Reize zu untersuchen, habe ich zwei Versuchsserien ausgeführt.

In der ersten Serie kabe ich als Reiz den Saft von den zerriebenen Tubifex angewendet. Mit diesem Saft wurde ein Viereck

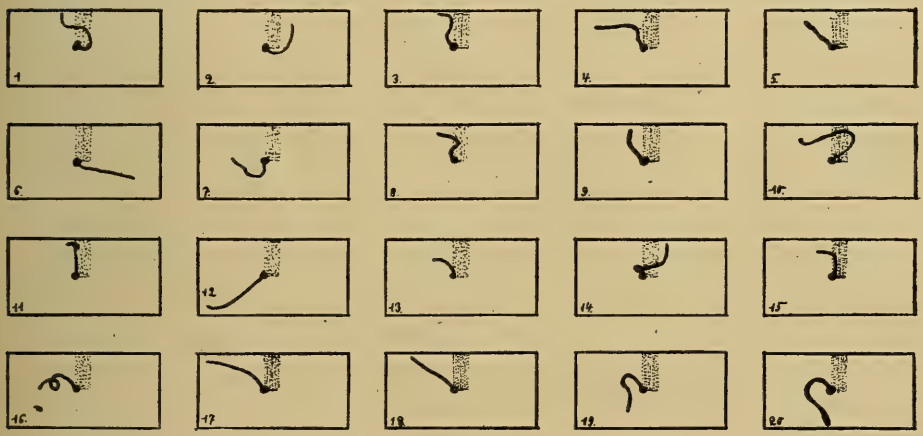


Fig. 11. Untersuchungen über den Chemotropismus der Tubifex. Als Reiz diente der Saft der zerriebenen Tubifex. Das punktierte Viereck bedeutet die mitdem Saft der zerriebenen Würmer (1 ccm von Würmern und 1 ccm H_2O) angestrichene Stelle auf dem den Boden bedeckenden Papierblatt. Der Wurm wurde an die Grenze zwischen dem nicht angestrichenen und dem angestrichenen Raum (durch den schwarzen Kreis markiert) mit dem Vorderleib nach oben (die Höhe ist aus der Abbildung ersichtlich) gesetzt. Die fetten Linien markieren die Wege der Tiere. Die Wassertemperatur betrug 14,3 ° C. Die Versuchsdauer war durchschnittlich ca. 2 Minuten. Die Versuche fanden in Dunkelkammern bei der elektrischen Oberbeleuchtung statt.

auf einem den Boden des Versuchsgefässes bedeckenden Papierblatt angestrichen. Auf einer Ecke dieser Figur wurde der Versuchswurm plaziert und seine Bewegungsrichtung beobachtet.

Die Fig. 11 zeigt die Resultate.

Es hat sich herausgestellt, dass, wie die Abbildungen der Fig. 11 zeigen, die Würmer in 14 Fällen (Abb. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20) negativ, in den übrigen sechs Fällen (1, 8, 10, 11, 14, 15) wenigstens in den ersten Momenten des Fortkriechens mehr oder weniger positiv reagierten.

Zwecks Nachprüfung dieser Ergebnisse habe ich die zweite Versuchsserie ausgeführt. Als Reiz wurde der Bodensatz aus einem alten Aquarium, wo bloss die Tubifex von Anfang an gehalten wurden, verwendet. Mit diesem Stoff, der aus Partikelchen von Schleim, Schlamm, verschiedenen Arten von Protozoen usf. bestand, wurde

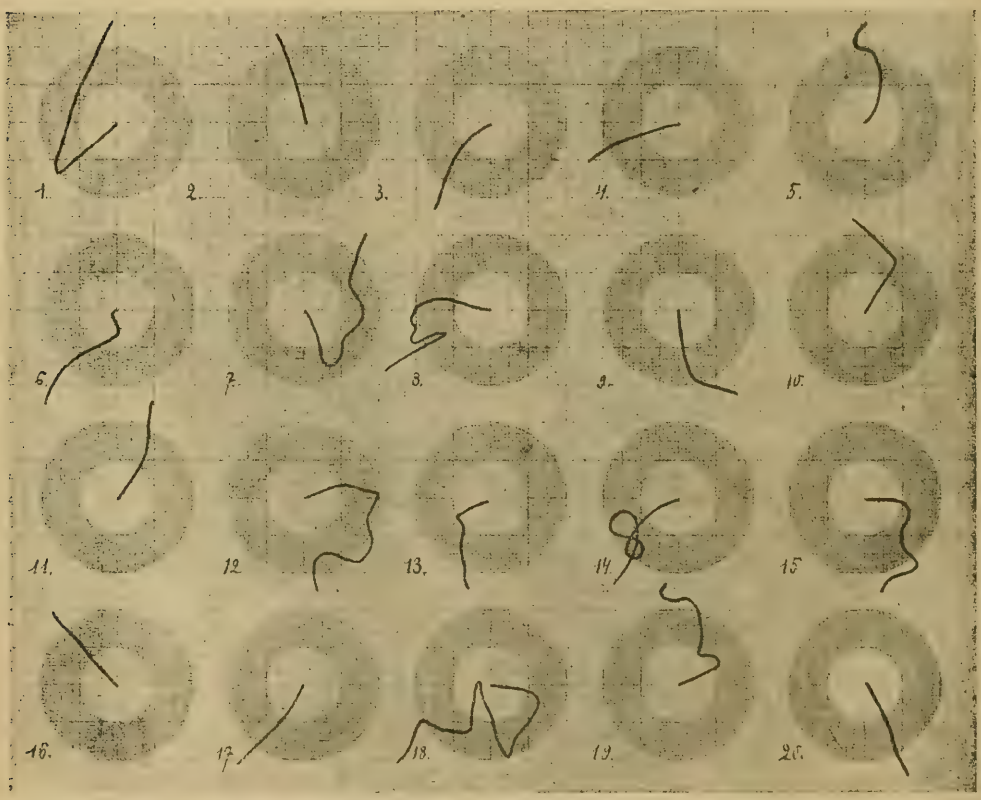


Fig. 12. Untersuchungen über den Chemotropismus der Tubifex. Der dunkle Ring, 3 cm breit, bedeutet einen mit einem, einer alten Kolonie entnommenen Bodensatz beschmierten Raum. Der Wurm wurde am Beginn jeden Versuches in die Mitte des durch den Ring begrenzten Kreises (Durchmesser 7 cm) gesetzt. Die starken Linien bedeuten die Wege der Würmer. Die Wassertemperatur betrug 12,1 ° C.

auf einem den Boden des Versuchsgefässes bedeckenden Papierblatt ein Ring angestrichen. Dann liess ich das Papier etwas trocknen, und daraufhin wurde das Gefäss mit Wasser gefüllt. Der Wurm wurde in die Mitte des inneren, vom Bodensatz freien Kreises gesetzt.

Die Versuchsergebnisse, die an 20 verschiedenen Individuen ausgeführt wurden, fasst die Fig. 12 zusammen.

Die Bewegungsrichtung der Mehrzahl der Individuen war durch das Berühren des mit dem Bodensatz angestrichenen Ringes gar nicht beeinflusst; diese Tiere reagieren also gegen diesen für sie spezifisch-biologischen Reiz indifferent (15 Fälle, Abb. 1 bis inkl. 7, 9, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 19, 20). Bloss in fünf Fällen reagierten die Tiere positiv (1, 8, 12, 14, 18). Aber auch diese positive Reaktion lässt sich hauptsächlich auf den positiven Stereotropismus zurückführen. Denn in den Fällen der positiven Reaktion konnte ich deutlich wahrnehmen, dass es sich um Anschmiegen und Entlangkriechen der grössen Schleimpartikelchen handelte.

Wenn ich nun die Resultate der Untersuchungen über die Einwirkung der möglicherweise biologisch wichtigen chemischen Reize zusammenfasse, möchte ich doch glauben, dass die Rezeption dieser Reize und die Reaktionen auf dieselben recht schwach ausgesprochen sind.

Die Untersuchung der thermischen Reaktionen konnte nur in Ermittlung von Maximum, Minimum und Optimum bestehen. Die Untersuchung des Thermotropismus wäre kaum möglich auszuführen, wenn wir einerseits die rasche Verbreitung der Wärmestrahlen im Wasser und andererseits das äusserst langsame Fortkriechen der Würmer berücksichtigen.

Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich behaupten, dass die Bewegungen der Würmer im Wasser, das aus schmelzendem Eis gewonnen war, beinahe gänzlich aufhören.

Die mittlere Temperatur, 11—13° C., begünstigt die Bewegungen und scheint für das Ausführen der Lebensfunktionen schon ganz ausreichend zu sein.

Bei der Temperatursteigerung bis zu ca. 25° C. lässt sich keine Veränderung im Verhalten beobachten. Wenn aber die Wassertemperatur sich dem letzteren Wert nähert, so glaube ich, die ersten Spuren von auftretenden Überreizungserscheinungen (öfters und hastig sich wiederholende Probierbewegungen der Vorderleibspitze und vereinzelten windenden Bewegungen der Hinterleibspitze) bei den zehn untersuchten Würmern, je nach dem Individuum, zwischen 22° und 27° C., im Durchschnitt also bei ca. 25° C. gesehen zu haben.

Das deutliche Auftreten der Überreizungserscheinungen (sich öfters wiederholende, rasch aufeinanderfolgende windende Bewegungen des Hinterkörpers) war bei den gleichen zehn Individuen, die knapp

vor dem Versuch in Wasser von 17° C. gehalten wurden, bei der Temperatur von durchschnittlich rund 30° C. zu beobachten. (Einzelne beobachtete Fälle: 34, 30, 33, 31, 29, 30, 33, 32, 24, 27° C.)

Die Ergebnisse der Untersuchung der Reaktion auf thermische Reize berechtigen zu dem Schlusse, dass die Temperaturgrenzen, innerhalb derer das Leben der Tubifex sich normal abspielen kann, zwischen oberhalb der Temperatur des schmelzenden Eises und unter halb der Temperatur von 25—30° C. liegen müssen.

Bevor ich zur Untersuchung der nächsten Reaktion übergehe, möchte ich hier die Beobachtungen Schäffer's über den Einfluss der thermischen Reize auf die Tubifex anführen:

„Diese Wassertierchen (Tubifex), wie die Wasserflöhe, sind des Nachts und wenn das Wasser kalt wird, wenig über dem Schlamme im Wasser, sondern zu der Zeit meistens ganz und gar im Schlamme verborgen; bei Tag aber und wenn das Wasser wärmer wird, sind sie fast ganz und gar in der Höhe und verlängern sich alsdann oft, wie schon gesagt ist, gegen 2, 3 und 4 Zoll. Endlich habe ich auch bemerkt, dass eine nicht allzu grosse Kälte ihnen eben nicht tödlich sei. Es sind einige von ihnen in meiner Kammer mehrmals eingefroren; sobald ich aber das Wasser im Glase wieder auftauen liess, kamen auch diese aus dem etwas gefrorenen Schlamme hervor und lagen alsdann eine Zeitlang zusammengerollt und wie tot auf der Oberfläche des Schlammes“ [1]).

Zum Schluss habe ich noch untersucht, wie ein einzelnes Individuum den ganzen Klumpen von den zusammengeballten Artgenossen findet; sind dabei die Rezeptionen der Fernsinne (etwa Geruch) oder die Rezeptionen der Nahsinne (etwa Berührung) hauptsächlich beteiligt?

Zwecks Untersuchung dieses Problemes habe ich einen Klumpen von Würmern (5 ccm) auf eine stets gleiche und 1 cm vom Zentrum des Versuchsgefässes gelegene Stelle plaziert (Fig. 13); genau in die Mitte wurde der Wurm, dessen Länge mindestens dreimal so lang war als seine Entfernung vom Klumpen, also über 3 cm betrug, gesetzt. Der Vorderleib des Wurmes war vom Klumpen abgewendet. Er lag in der Richtung des Pfeiles, der auf der Abb. 1 der Fig. 13 die jedesmalige Lage des Versuchswurmes zeigt.

Wenn nun der Wurm durch einen Fernsinn sich orientieren würde, so müsste er die Artgenossen gleich ohne Fortbewegung

1) L. c. S. 322.

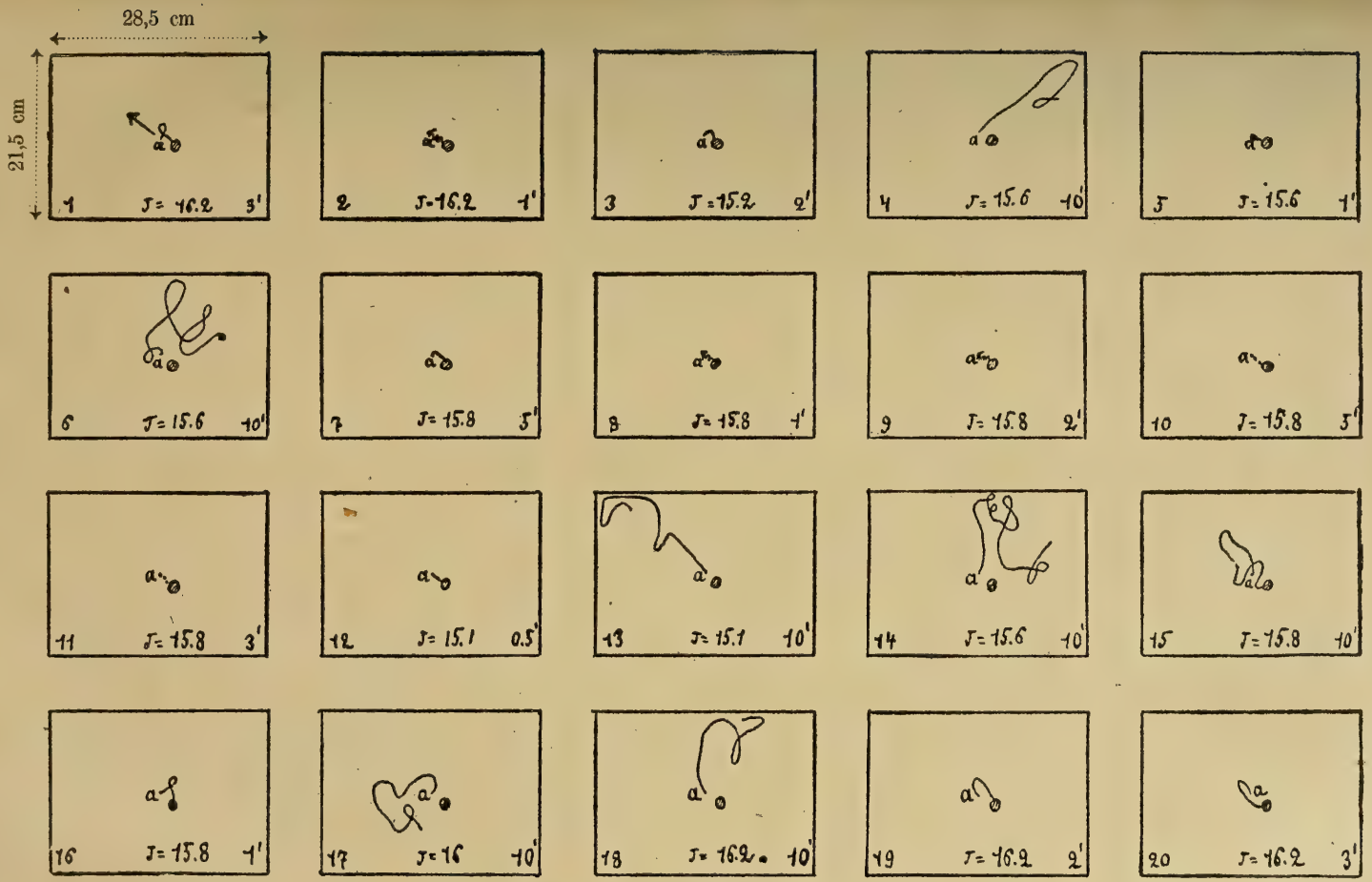


Fig. 13. Erklärung siehe S. 30.

finden können. Wenn aber der Wurm allein durch die unmittelbare Berührung sich zu seinen Artgenossen gesellen könnte, so müsste man drei Fälle beobachten, und zwar entweder berührt der Wurm, dessen Länge 3 cm, dessen Entfernung vom Würmerklumpen bloss 1 cm betrug, durch die Probierbewegungen den Klumpen und kommt mit demselben in Kontakt; oder er erreicht zufällig den Klumpen erst nach einem kürzeren oder längeren Kriechen; oder schliesslich findet er seine Artgenossen überhaupt nicht, wenn er zufällig den Klumpen nicht berührt. In der Tat konnte ich alle diese Fälle beobachten, wie dies aus der Fig. 13 hervorgeht.

Erklärung der Fig. 13. Der schraffierte Kreis bedeutet die Kolonie, deren Umfang 5 cm, deren Entfernung von *a* etwa 1 cm war. *a* markiert die Stelle, auf die der Wurm zu Beginn jeden Versuches gesetzt wurde. Der Pfeil in der Abbildung 1 zeigt die Richtung, wo die Vorderkörperspitze des Wurmes zu Beginn sämtlicher Versuche plaziert war. Der Weg des Wurmes ist durch eine krumme Linie markiert; *T* bedeutet die Temperatur in Grad Celsius; die Minutenzahl links bedeutet die Versuchsdauer. Das Zeichen ↑ bedeutet, dass der Wurm bei seinen windenden Bewegungen die Kolonie mit dem Hinterkörper berührt. Der gestrichelte Weg der Würmer Nr. 10 und 11 bedeutet, dass der Wurm bei den Probierbewegungen, die er im Punkte *a* gleich zu Beginn des Versuches ausführte, mit den Artgenossen in Berührung kam. (Die Länge jeden Wurmes war mehr als 3 cm.)

Denn die Figur zeigt, dass die Würmer in fünf Fällen (2, 8, 9, 10, 11) mit den Artgenossen durch unmittelbare Berührung mit dem Hinter- bzw. Vorderleib in Fühlung gekommen sind; in neun Fällen erreichten sie den Klumpen zufällig erst nach längerem oder kürzerem Kriechen (1, 3, 5, 7, 12, 15, 18, 19, 20); und in den übrigen sechs Fällen fanden sie die Artgenossen überhaupt nicht (4, 6, 13, 14, 16, 17).

Die oben geschilderten Untersuchungen über die Reaktionen der Tubifex erlauben, sich Rechenschaft über die Reize abzugeben, welche das Verhalten dieser Tierart hauptsächlich bestimmten. Wie sich aus sämtlichen Versuchsresultaten ergibt, gehören die besonders wirksamen Reize hauptsächlich zur Kategorie der mechanischen Reize (Berührung, Erschütterung usf.). Die Wirkung aller anderen untersuchten Faktoren trat im Vergleich zu den letzteren stark zurück. Die Feststellung dieser Tatsache wird durch die Betrachtung der Lebensweise der Tubifex besonders bekräftigt. Die Würmer leben mit den Vorderleibern im Schlamm eingegraben, der ihnen als Nahrung dient. Sie stecken sozusagen mit dem Kopf in der Nahrung und brauchen dieselbe nicht erst durch die Vermittlung der Fernsinne (etwa Geruch) ausfindig zu machen. Die Schlamm-

röhre, in der die Würmer stecken, schützt dieselben wirksam vor etwaigen Feinden. Allein der Hinterleib ragt heraus, und er wäre den Angreifern preisgegeben, wenn der Wurm sich nicht durch die ausserordentliche Rezeptionsfähigkeit gegen die Wassererschütterungen auszeichnete.

Diese Empfänglichkeit gewinnt hier besonders vitale Bedeutung, denn sie verrät dem Tiere das Annahen des Feindes und erlaubt durch plötzliches Zurückziehen in die Wohnröhre, ihm zu entgehen. Da die Leibesspitze, die als Sitz der Fernsinnesorgane bei der Mehrzahl der Tiere dient, im Sande vergraben bleibt, ist eben die mechanische Einwirkung der Aussenreize als besonders wichtig zu veranschlagen.

Wenn wir die vitale Bedeutung der mechanischen (taktilen) Reize für das Fortbestehen dieser Tierart berücksichtigen, so müssen wir den Eindruck gewinnen, dass die Ergebnisse der oben geschilderten Versuche im besten Einklang mit den Lebensgewohnheiten des Tubifex stehen.

Die Betrachtung des Lebens der Würmer unter normalen Lebensbedingungen wie auch deren Verhalten unter experimentellen Bedingungen zwingen uns zu dem Schlusse, dass wir die Tubifex als Vertreter der taktilen Tiere ansehen müssen.

Es genügt nicht, die Tiere in optische und osmatische einzuteilen; es müssen vorläufig als dritte Unterabteilung die taktilen Tiere hinzugefügt werden [die meisten sesshaften Tiere[1])?].

Und nun komme ich auf die Frage zurück, welche den Ausgangspunkt für diese Untersuchungen bildete: Ist Tubifex ein soziales oder ein einzeln lebendes Tier?

Bei der Frage, ob ein Tier sozial oder einzeln lebend sei, sollte die Untersuchung des individuellen Verhaltens mithelfen. Wenn im Verhalten des Einzelindividuums die Reaktionen, für die dem anderen Individuum der gleichen Art, sei es direkt, sei es indirekt, der Wert eines spezifischen und positiven Reizes konstant zukommt, festgestellt werden könnte, so wäre man berechtigt, ein derartiges Tier als soziales aufzufassen.

---

1) Gerade lese ich in einer soeben erschienenen Untersuchung von Doflein über das Verhalten des Ameisenlöwen, dass „nach dem Ergebnis der ... Versuche die Thigmotaxis sich als wirksamer als alle übrigen Reizqualitäten erwies". F. Doflein, Der Ameisenlöwe S. 105. 1916.)

Im Verhalten der Einzelindividuen von Tubifex findet man kaum die Reaktionen, die dem oben dargelegten Kriterium entsprechen würden. Zwar reagieren die Tiere auf die unmittelbare Berührung mit den Artgenossen durch Sichmiteinanderverschlingen. Da aber die Tiere stark positiv stereotropisch sind, lässt sich schwer entscheiden, ob die positive Reaktion den Artgenossen gegenüber viel mehr als blossen Stereotropismus darstellt.

Indessen gewinnt die letztere Vermutung an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Tatsache berücksichtigt, dass Tubifex gemischte Kolonien mit den Vertretern anderer Tierarten leicht und schnell bilden können. Wenn man nämlich eine Anzahl von Tubifex-individuen mit den Larven der Zuckmücken (Chironomus) in eine mit Wasser gefüllte Porzellanschale hineingibt und die Tiere durch Rühren miteinander vermischt, so bildet sich regelmässig nach einiger Zeit eine gemischte Kolonie von den Vertretern beider Tierarten.

Die Larven der Zuckmücken, gleich den Tubifex Bewohner stehender Gewässer, haften sich im Aquarium separat oder vielmehr in Klumpen mittels der Vorderleibspitze an die Unterlage an und führen mit dem Hinterleib pendelnde und schlängelnde Bewegungen (Atmungsbewegungen) aus.

Wenn man nun diese Larven zusammen mit den Tubifex in eine Schale setzt, so bilden sich zunächst kleine Klumpen von Tubifex, und an diesen heften sich die Zuckmücken an. Nach längerer Zeit (zum Beispiel über Nacht) findet man in der Schale eine grosse, schön regelmässig geordnete, gemischte Kolonie. Der Rand der Kolonie besteht aus den kranzförmig eingeordneten Larven der Zuckmücken, die mit den zentrifugal gerichteten Hinterkörpern schlängelnde Bewegungen ausführen, und gegen die Mitte hin ballen sich wieder die anderen Larven in kuppenartigen Klumpen zusammen. In der Mitte des Klumpens ist ein zusammenhängender Schopf von Tubifex eingebettet; dabei mischen sich die Vertreter dieser beiden im zoologischen System so weit voneinander stehenden Tierarten an den Rändern innigst miteinander. Sämtliche Tiere führen hierbei die üblichen pendelnden Bewegungen aus. Derartige gemischte Kolonien bestanden während der ganzen Beobachtungszeit (einige Tage), und die Tiere zeigten augenscheinlich keine Neigung zum Auseinandergehen (Fig. 14).

Die Möglichkeit, gemischte Kolonien prompt und ohne Angewöhnung zu bilden, lässt neben den anderen oben angeführten

Tatsachen die Vermutung entstehen, dass die Kolonien von Tubifex hauptsächlich als ein durch die Lokomotionsart, die Fortpflanzungsverhältnisse und die Eigentümlichkeiten des Verhaltens (die grosse Empfänglichkeit für taktile Reize) mit Notwendigkeit bedingtes räumliches Nebeneinanderleben, aber kein eigentliches soziales Gebilde darstellen.

Zusammenfassung.

1. Tubifex lässt sich als Vertreter der taktilen Tiere im Gegensatz zu den optischen und osmatischen Tierarten auffassen; denn die taktilen Reize scheinen hauptsächlich das Verhalten der Würmer zu bestimmen.

2. Es lassen sich leicht gemischte Kolonien von Tubifex und Zuckmückenlarven erzeugen.

3. Die Kolonien von Tubifex sind als ein räumliches Nebeneinanderleben der Einzelindividuen, aber kein eigentliches soziales Gebilde aufzufassen.

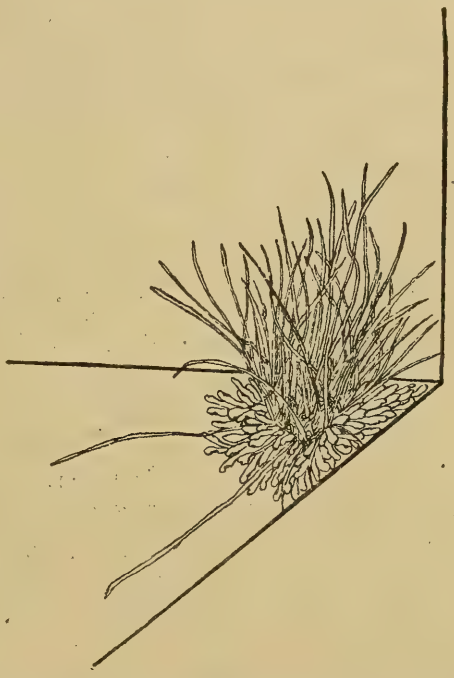


Fig. 14. Eine gemischte Kolonie von Tubifex und Zuckmückenlarven. Die Zuckmückenlarven bilden unten in der Gefässecke einen Polster, aus dem die Tubifex-Individuen herausragen. (Schematisch, bloss wenige Individuen aufgezeichnet.)

2. Wird die Frequenz der Herzkontraktionen durch starke Reizung des Raupenorganismus beeinflusst?

Es schien interessant, zu untersuchen, ob bei den Raupen, als Vertretern niederer Tierklassen, Blutzirkulationsstörungen bei starker Reizung auftreten.

Um dieser Frage näher zu kommen, habe ich die Afterraupen einer Blattwespe (Arge ustulata) in dieser Hinsicht untersucht.

Das Herz (das Rückengefäss) der Arge liegt, wie bei allen anderen Raupen, gleich unter der schwach pigmentierten Haut, so

dass die Herzkontraktionen sich mit Hilfe einer Lupe beobachten und zählen lassen [1]).

Zwei Versuchsreihen wurden ausgeführt.

In der ersten Versuchsreihe habe ich die Herzkontraktionen bei den halb erwachsenen Raupen in der Ruhestellung und daraufhin in der „Schreckstellung" gezählt. Die Schreckstellung lässt sich durch Reizung des Rückens bzw. Erschütterung der Unterlage hervorrufen [2]). Infolge des Reizes richtet die Raupe den Hinterleib auf und verharrt in dieser Stellung durch längere oder kürzere Zeit.

Ich wollte nun untersuchen, ob die Frequenz der Herzkontraktionen im Zustande der Schreckstellung verändert wird.

Um die äusseren Umstände so wenig als möglich zu ändern, habe ich meine Versuche in einem Garten, wo viele Arge lebten, ausgeführt. Die jungen Raupen dieser Blattwespe leben in Kolonien; die halb erwachsenen Tiere sind mehr einzeln zu treffen. Diese letzteren Individuen dienten mir als Versuchsobjekte. Sobald ich ein passendes Tier gefunden hatte, nahm ich es so vorsichtig wie möglich mitsamt dem als Unterlage dienenden Blatte vom Baume (Weide). Daraufhin befestigte ich mit Hilfe einer Stecknadel das Blatt mit dem Tier an einem starken Baumstamm derart, dass ich die Herzkontraktionen bequem zählen konnte; daneben waren ein Thermometer und ein Papierblatt zum Notieren der Resultate untergebracht.

Erst nachdem das Tier sich beruhigt hatte, begann ich mit den Versuchen. Mit Hilfe einer Stoppuhr habe ich zunächst die Zeit gemessen, die für 20 Herzkontraktionen in der Ruhestellung nötig war. Dieses Verfahren habe ich bei jedem Versuchsobjekte fünfmal wiederholt. Dann habe ich das Tier durch Reizung des

---

1) Ausser bei Arge sind die Herzkontraktionen bei einigen Schmetterlingsraupen zu sehen (Cymatophora or, Scoliopteryx libatrix). Ich konnte leider wegen der geringen Anzahl der Individuen keine Versuche an diesen Arten anstellen. Neuerdings hat O. Polimanti eine Arbeit veröffentlicht, in der er den Pulsrhythmus als Index der Wahrnehmungen der Farben bei Bombyx mori *L.* verwertet hat (Osw. Polimanti, Untersuchungen über das pulsierende Gefäss von Bombyx mori *L.* II. Der Pulsrhythmus als Index der Wahrnehmung der Farben betrachtet. Zeitschr. f. Biol. Bd. 65 S. 391. 1915).

2) Vgl. auch meine Arbeit „Zur Analyse der sozialen Instinkte". Biol. Zentralbl. Bd. 33 S. 652 ff. 1913.

Rückens in die Schreckstellung gebracht und wieder fünfmal nacheinander die für je 20 Herzkontraktionen nötige Zeit gemessen. Aus je fünf Messungen habe ich das arithmetische Mittel berechnet und erst diesen Wert in den nachfolgenden Tabellen eingetragen, so dass jede Zahl in beiden Tabellen (s. unten) das arithmetische Mittel aus fünf Messungen darstellt. In einigen Fällen habe ich bei dem Tier die Messungen zuerst in der Schreckstellung und dann in der Ruhestellung vorgenommen; die Resultate blieben in beiden Fällen ähnlich.

Auf diese Weise habe ich zehn Tiere geprüft; die Resultate sind in der Tabelle 2 zusammengefasst.

Tabelle 2[1]).

Nummer des Tieres	Temperatur ° C.	Zwanzig Herzkontraktionen in Sekunden		$a : b$
		Ruhestellung (a)	Schreckstellung (b)	
1	13,1	12,9	13,4	0,96
2	10,6	13,8	12,6	1,09
3	10,6	14,2	14,5	0,97
4	10,6	15,8	15,8	1,00
5	10,6	14,9	14,8	1,00
6	18,1	11,3	11,4	0,99
7	24,2	7,8	8,7	0,89
8	25,6	10,3	9,8	1,05
9	25,6	9,5	9,3	1,02
10	26,2	8,5	9,5	0,89
Durchschnittszahl	—	—	—	0,98

Wie die Tabelle zeigt, blieb die Zahl der Herzkontraktionen bei dem gleichen Tier in Ruhe- und Schreckstellung unverändert. ($a : b$ = ca. 1. Vgl. Tab. 2.)

Die zweite Versuchsreihe bezweckte festzustellen, ob die Frequenz der Herzkontraktionen bei der Art der Reizung, die beim Menschen und wahrscheinlich bei höheren Tieren subjektiv mit dem Gefühl des Erschreckens und des Schmerzens und objektiv unter anderen mit vorübergehenden blutzirkulatorischen Funktionsstörungen einhergeht, auch bei Arge im ähnlichen Sinne verändert wird.

1) Jede Zahl ist das arithmetische Mittel aus fünf Messungen. Die einzelnen Werte jeder Gruppe wichen nur wenig vom diesbezüglichen arithmetischen Mittel ab. (Diese Bemerkung bezieht sich auf die beiden Tabellen.)

Für diese Versuche habe ich ältere, fast ausgewachsene Raupen der Arge erwählt. Diese Raupen zeigen nur eine geringe Reaktionsfähigkeit gegen eine Reizung des Rückens und nehmen bloss selten die Schreckstellung ein. Dass dennoch die allgemeine Reaktionsfähigkeit nicht nennenswert herabgesetzt ist, beweist das Vorhandensein aller anderen Reaktionen. (Nahrungsaufnahme, Fortbewegungsreflexe usw.)

Um nun den Raupen „Schmerz" zuzufügen und dieselben zu „erschrecken", habe ich den Tieren mit einem Scherenschnitt ein Brustbein amputiert, nachdem schon die Zahl der Herzkontraktionen im normalen Zustande mir bekannt war. Nach der Operation zeigte das Tier meist gar keine, oder nur eine geringe vorübergehende und kurz andauernde motorische Aktivität. Möglichst bald nach der Operation zählte ich die Herzkontraktionen.

Diese Versuchsreihe habe ich im Zimmer ausgeführt; das Tier lag dabei samt dem als Unterlage dienenden Blatt auf einem Tisch.

Die für 20 Herzkontraktionen nötige Zeit im normalen Zustand und nach der Amputation des Brustbeines habe ich ganz identisch wie in der ersten Versuchsreihe gemessen, so dass auch hier jede Zahl in der nachfolgenden Tabelle das arithmetische Mittel aus fünf Messungen darstellt.

Auch in dieser Versuchsreihe habe ich zehn Tiere zur Untersuchung herangezogen; die Resultate gibt die Tabelle 3 an.

Tabelle 3[1]).

Nummer des Tieres	Zwanzig Herzkontraktionen bei Temperatur 19,3° C. in Sekunden		$a:b$
	Normal (a)	Ein Brustbein amputiert (b)	
1	15,0	13,6	1,10
2	15,5	14,8	1,04
3	10,8	11,3	0,95
4	15,3	13,6	1,12
5	11,5	11,8	0,97
6	12,2	12,6	0,96
7	14,4	14,9	0,96
8	13,5	12,9	1,04
9	9,9	10,3	0,96
10	10,5	10,7	0,98
Durchschnittszahl	—	—	1,008

1) Vgl. die Fussnote zur Tabelle 2.

Aus der Tabelle folgt, dass die Frequenz der Herzkontraktionen selbst bei solcher starken Reizung bei der Arge unverändert bleibt. (a : b = ca. 1.)

Wenn das Herz der Raupen sich auch in bezug auf die zentrale Innervation als Analogon zum Herzen der Säuger und des Menschen erweisen sollte, so wäre aus diesen Versuchsergebnissen zu schliessen, dass bei einer Blattwespenraupe (Arge ustulata) eine starke Reizung, die bei den Säugetieren und dem Menschen die Frequenz der Herzkontraktionen beeinflusst, in der letzteren Hinsicht unwirksam bleibt.

3. Über Abwehrreflexe bei Raupen.

Eine der Hauptaufgaben bei der Analyse des tierischen Verhaltens wäre, zu untersuchen, ob die verschiedenartigen streng konstanten Bewegungskomplexe, denen eine wichtige biologische Bedeutung im Leben der Art zukommt, sich einheitlich auffassen lassen. Mit anderen Worten, ob es möglich wäre, einerseits zwischen zwei scheinbar heterogenen Reflexarten, die eine grosse vitale Rolle zu erfüllen haben, einen direkten Übergang zu finden und andererseits die beiden komplizierten Reflexarten in einer dritten allgemeineren, für jede Tierfamilie besonders charakteristischen Bewegungsform wiederzuerkennen.

Den Versuch einer solchen Analyse soll die vorliegende Arbeit vorstellen. In dieser Untersuchung habe ich nämlich zwei wohl der verbreitetsten Abwehrreflexe der Raupen — und zwar das Schlagen mit einem der Körperteile und das Einrollen — einer genaueren Analyse unterworfen; ich habe ferner versucht, einen direkten Übergang zwischen diesen beiden Reflexarten zu finden, um dieselben schliesslich in einer allgemeineren Bewegungsart wiedererkennen zu können.

Unter den aktiven Verteidigungsmitteln, welche den Raupen im Kampf gegen ihre Feinde zu Gebote stehen, dürfte das Schlagen mit den Vorder- bzw. Hinterleib zur Kategorie der bekanntesten Abwehrreflexe gehören.

Dieser Reflex, den ich der Kürze wegen mit dem Namen des Schlagereflexes belegen möchte, besteht darin, dass die Raupen bei der mechanischen Reizung des Rückens bzw. der Seite (leiser Druck,

Streicheln, leichtes Stechen, Zwicken, Klopfen usw.) mit dem Vorder-, seltener mit dem Hinterleib gegen die Applikationsstelle des Reizes mit einer mehr oder weniger grossen Treffsicherheit fahren.

Verschiedene Raupenarten zeigen verschiedene Formen des Schlagereflexes. Es lassen sich mindestens drei Typen desselben bei den verschiedenen Arten unterscheiden. Entweder schlägt die Raupe bei ruhendem Vorderkörper mit dem Hinterleib, oder aber fährt sie mit dem Vorderleib gegen den gereizten Rücken hin; schliesslich treten bei noch anderen Arten beide Reflexformen gleichzeitig, als Folge der gleichen Reizung auf. Jeder dieser Typen ist für eine Raupenart wohl charakteristisch. Schon eine ganz flüchtige Beobachtung des Verhaltens einer ruhenden Raupe kann uns er-

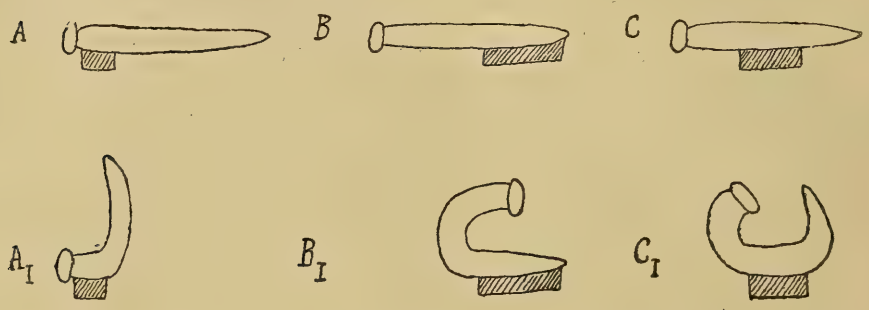


Fig. 15. Drei Typen des Schlagereflexes: Typus A: Hauptstützstelle vorne, Hinterkörper zeigt den Schlagereflex. Typus B: Hauptstützstelle rückwärts, Vorderkörper zeigt den Schlagereflex. Typus C: Hauptstützstelle in der Mitte, Hinter- und Vorderkörper zeigen den Schlagereflex. (A, B, C = Ruhestellung; A_1, B_1, C_1 = nach der Reizung des Rückens; schraffiert = Hauptstützstelle des Körpers.)

mitteln, zu welchem Typus das Tier gehört. Es lässt sich nämlich ein Zusammenhang zwischen der Hauptstützstelle des Körpers und dem Typus des Schlagereflexes feststellen.

Jede ruhende Raupe haftet auf der Unterlage hauptsächlich entweder mit den Brustbeinen oder mit den Bauchbeinen und den Nachschiebern (Afterfüssen), oder schliesslich bloss mit den Bauchbeinen.

Die Raupen nun, die hauptsächlich mit den Brustbeinen an der Unterlage haften, schlagen bei der Reizung des Rückens begreiflicherweise mit dem Hinterkörper („Schlagereflex des Typus A" Fig. 15 Abb. A A_1). Wenn aber die Raupe zu jener Art gehört, deren Vertreter sich hauptsächlich mit den Bauchbeinen und den Nachschiebern auf der Unterlage stützen, so zeigt der Vorderleib den

Schlagereflex („Schlagereflex des Typus B“ Fig. 15 Abb. B B_1). Schliesslich ist für die Arten, welche bloss mit den Bauchbeinen die Unterlage umklammern, das Schlagen (bzw. das Aufrichten) gleichzeitig mit dem Vorder- und Hinterleib, als Folge der Reizung des Rückens, charakteristisch („Schlagereflex des Typus C“ [Fig. 15 Abb. C C_1]).

Der Zusammenhang zwischen dem Schlagereflex und der Hauptstützstelle des Körpers lässt sich kurz in der Form folgender Regelmässigkeit ausdrücken: Derjenige Körperabschnitt (bzw. diejenigen Körperabschnitte), welcher nicht als Körperstützstelle dient, zeigt den Schlagereflex.

Um nun einige Beispiele für jeden Typus des Schlagereflexes anzuführen, möchte ich bemerken, dass ich den Schlagereflex des Typus A, also des Typus, in welchem die Stützstelle vorne liegt und der Hinterleib den Schlagereflex zeigt, bisher ausschliesslich bei den Afterraupen einiger Blattwespen, z. B. Arge ustulata [1]), Eriocampoides - Arten [2]) usw., beobachtet habe. In der Ruhe sitzen die Afterraupen der Arge rittlings auf dem Blattrande mit herabhängendem und halb zusammengerolltem Hinterleib; die Last des Körpers ruht auf den Brustbeinen. Bei der mechanischen Reizung des Rückens (Arge, Eriocampoides) bzw. bei der Erschütterung des als Unterlage dienenden Blattes (Arge) richtet jedes Tier seinen Hinterleib auf; dabei verharrt die Arge einige Zeit in dieser Stellung („Schreckstellung“ [Fig. 16 Abb. 1]), Eriocampoides dagegen, die mit einer Schleimhülle überdeckt sind, verhalten sich etwas abweichend. Wenn die Eriocampoides-Raupen mit einem Stäbchen mechanisch auf dem Rücken gereizt werden, schlagen sie mit dem aufgerichteten Hinterleib umher. Wenn der Hinterleib mit dem Stäbchen in Berührung kommt, so schmiegt er sich an das Stäbchen an. Auf diese Weise bedeckt das Tier das Stäbchen (also wahrscheinlich auch den angreifenden Feind) noch wirksamer mit Schleim (Fig. 16 Abb. 2).

---

1) Ich ergreife diese Gelegenheit, um Herrn J. Isaak, Entomologe, für das gütige Überlassen und Bestimmen vieler Arten meinen besten Dank auszusprechen.

2) Zwei Arten von Eriocampoides habe ich untersucht: eine schwarze (auf dem Kirschbaum) und eine grüne (auf der Linde und Eiche); diese letztere allein zeigte den Schlagereflex.

Der Schlagereflex vom Typus B, also des Typus, in dem die Hauptstützstelle hinten liegt und der Vorderleib den Schlagereflex zeigt, dürfte wohl der verbreitetste Abwehrreflex bei den Raupen sein. Diesen Reflex habe ich bei folgenden Arten beobachtet:

Acronicta leporina, A. tridens, Cossus cossus, Deilephila euphorbiae, Lophopteryx camelina, Mamestra pisi, M. persicaria, Papilio machaon, P. podalirius, Pergessa elpenor, Pieris-Arten, Scoliopteryx libatrix, Smerinthus oculi, S. populi, Vanessa-Arten u. a.

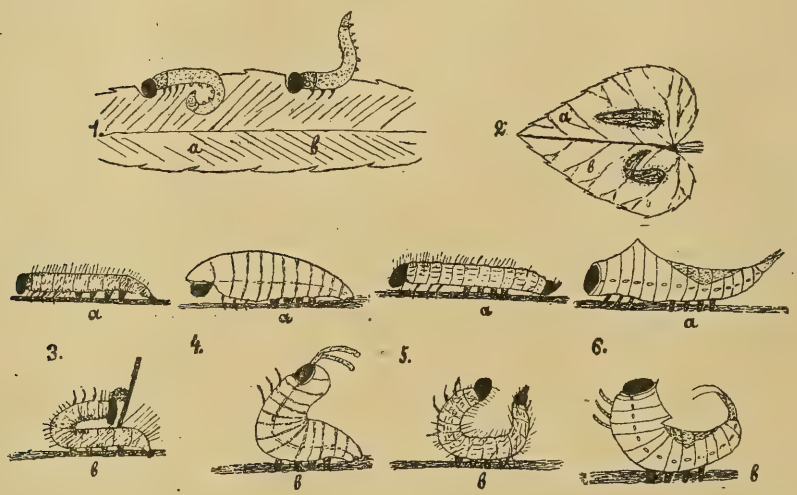


Fig. 16. Schlagereflex. Abb. 1: Arge ustulata; Abb. 2: Eriocampoides-Sp. Abb. 3: Vanessa und Pieris; Abb. 4: Papilio podalirius; Abb. 5: Phalera bucephala; Abb. 6: Harpyja vinulae. *a* = Ruhestellung; *b* = Schlagereflex. Abb. 1, 2: Typus A; Abb. 3, 4: Typus B; Abb. 5, 6: Typus C (vgl. Fig. 15).

Um diesen Reflex hervorzurufen, genügt meistens eine leichte mechanische Reizung (Streicheln, Stechen usw.) des Rückens. Bloss bei den sehr trägen, meist in der Form und Farbe an die Umgebung vorzüglich angepassten Arten muss man einen stärkeren Reiz anwenden (starkes Klopfen auf den Rücken bei Papilio-Sp., Zwicken des Rückenhornes bei Smerinthus und Deilephila usw.).

Der Schlagereflex des Typus B ist öfters mit anderen Verteidigungsmitteln verbunden [1]) (Austreten des Magensaftes [oder Blutes?] aus dem Mund, Ausstrecken der übelriechenden Nackengabel usw.).

---

1) Vgl. Prehn, Die Schutzmittel der Raupen. Illustr. Wochenschr. f. Entomologie Bd. 2 S. 41. 1897.

Die Verbindung des Schlagereflexes des Typus B mit dem Ausscheiden von Magensaft (Blut?) dürfte wohl die überhaupt häufigste Art der Abwehrreflexe bei Raupen darstellen; wenigstens habe ich diese Form der Verteidigung fast bei den sämtlichen von mir beobachteten und oben erwähnten Arten beobachten können (Fig. 16 Abb. 3).

Das Ausstrecken der übelriechenden Nackengabel in Verbindung mit dem Schlagereflex des Typus B zeigen, wie bekannt, die Papilioniden-Raupen[1]). Ich habe diesen Reflex bei Papilio machaon und P. podalirius beobachtet (Fig. 16 Abb. 4); eine Beobachtung über diesen interessanten Reflex möchte ich hier kurz einschalten.

Diese beiden Papilioniden (machaon und podalirius) zeigen die Nackengabel passiv, wenn man an den Kopf von vorne und oben nach hinten und unten mit einem feinen Holzstäbchen drückt, dabei übt der Kopf den Druck auf die Kopffalte aus; dadurch wird die Nackengabel wie ein Handschuhfinger herausgestülpt. Wenn man nun den Rücken eines ruhenden Tieres mit einem Stäbchen ziemlich fest schlägt, so wird der Kopf ähnlich wie bei dem oben erwähnten Versuch durch zuckende Bewegungen ruckweise aktiv zurückgezogen; infolgedessen kommt die Nackengabel zum Vorschein. Gleichzeitig hiermit richtet sich der Vorderkörper ebenfalls aktiv ruckweise auf (Schlagereflex des Typus B).

Der Schlagereflex des Typus C, also des Typus, in dem die Hauptstützstelle des Körpers in der Mitte liegt und der Vorder- und Hinterleib als Folge der Reizung des Rückens gleichzeitig den Schlagereflex zeigen, scheint viel seltener als der Schlagereflex des Typus B vorzukommen. Ich habe diesen Reflex bei folgenden Arten beobachtet[2]):

Harpyja (Dicranura) vinulae (Fig. 16 Abb. 6), Drepana falcatoria, Notodonta dromedarius, N. ziczag, Phalera bucephala (Fig. 16 Abb. 5).

---

1) P. Schulze, Die Nackengabel der Papilioniden-Raupen. Inaug.-Dissert. Berlin 1911. (Zit. nach Reuter.) Die Arbeit selbst habe ich leider nicht in der Hand gehabt.

2) Ausser diesen Arten, die ich selber zu untersuchen Gelegenheit hatte, scheinen noch, insofern ich dies wenigstens nach den Tafeln, die Berge-Rebel zu ihrem „Schmetterlingsbuch“ zufügen, beurteilen konnte, folgende Arten den gleichen Reflex zeigen: Cerura bifida (Taf. 22 Abb. 9 a), Drepana harpagula (Taf. 22 Abb. 3 a), Hoplitis Milhauseri (Taf. 22 Abb. 14 a), Stauropagus fagi Taf. 22 Abb. 12 a).

Die Arten, die den Typus C des Schlagereflexes zeigen, sitzen schon in der Ruhestellung meistens mit mehr oder weniger gehobenem Hinterleib. Bei der mechanischen Reizung des Rückens (bzw. der Hinterleibspitze bei Drepana) hebt sich der Hinterleib noch mehr; gleichzeitig hiermit richtet sich auch der Vorderleib auf, so dass die Raupen einen nach oben offenen Bogen bilden. Der Raupenkörper haftet auf der Unterlage bloss mittels der Bauchbeine, die bei diesen Arten meistens als starke Umklammerungsfüsse entwickelt sind. Die Nachschieber (Afterfüsse) sind bei diesen Arten schwächer entwickelt. Die Leibspitze ist manchmal in ein kopfähnliches Gebilde umgewandelt (z. B. Phalera [Fig. 16 Abb. 5); die Anhänge der Leibspitze fungieren manchmal als Scheiden für ausstülpbare stark riechende Organe (Harpyja). Im allgemeinen haben die Larven dieser Gruppe öfters einen recht wunderlichen, grotesken Habitus (z. B. Notodonta usw.), bei welchem auf den ersten Blick sich schwerlich sagen lässt, wo sich der Kopf und wo die Leibesspitze befindet. Manche Arten dieses Typus können sich ebensogut nach vorne wie auch nach rückwärts fortbewegen (Phalera).

Bevor ich die Betrachtungen über den Schlagereflex schliesse, möchte ich noch hinzufügen, dass sich bei allen Typen dieses Abwehrreflexes ein Zusammenhang zwischen dem Alter der Raupen und der Reaktionsfähigkeit beobachten lässt. Je jünger die Raupe ist, desto leichter und schöner kommt der Reflex zustande; mit zunehmendem Alter verliert die Raupe immer mehr an Beweglichkeit und wird auch die Reaktionsfähigkeit immer schwächer [1]).

Auch bei einer in der Fortbewegung begriffenen Raupe ist die Reaktionsfähigkeit für den Schlagereflex verschwunden.

Und nun gehe ich zum Einrollereflex über.

Beinahe alle oben erwähnten Raupen, die den Schlagereflex zeigen, sind auch bei der entsprechenden Reizung zum Einrollen fähig. Um den Einrollereflex hervorzurufen, ist eine Erschütterung der Raupe als spezifischer Reiz besonders wirksam. Ich habe diesen Reflex in der Weise ständig hervorrufen können, dass ich die zu untersuchende Raupe zwischen den hohlen Händen einschloss und dann die Hände einige Male schüttelte. Diese Reizung genügte,

---

1) Vgl. meine Arbeit: Ein Beitrag zur Frage über tropische Fortbewegung. Pflüger's Arch. Bd. 154 S. 343 ff. 1913.

um die Raupe zum Einrollen zu bringen, falls letztere überhaupt zum Einrollereflex fähig war.

Es lassen sich zwei Hauptformen des Einrollereflexes unterscheiden:

a) Der unvollkommene Einrollereflex.

Der unvollkommene Einrollereflex ist ein Abwehrreflex, bei dem die Raupe sich derart mit der Bauchseite nach innen einrollt, dass der Körper einen mehr oder weniger geschlossenen Kreis bildet (Fig. 17 Abb. 1). Diesen Reflex zeigen z. B. Vanessa-Arten, Pieris brassicae, Spilosoma lubricipeda u. a.

b) Der vollkommene Einrollereflex.

Der vollkommene Einrollereflex ist ein Abwehrreflex, bei dem die Raupe sich derart mit der Bauchseite nach innen einrollt, dass der Körper mehr als eine Windnng bildet. Dabei kann die zweite

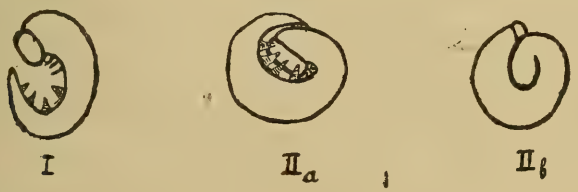


Fig. 17. Einrollereflex. Abb. I: Der unvollkommene Einrollereflex (Pieris, Vanessa, Spilosoma und andere); Abb. II a: der vollkommene Einrollereflex (Mamestra); Abb. II b: der vollkommene Einrollereflex (Cimbex-Sp.).

Windung entweder in gleicher Ebene mit der ersten liegen (der Hinterkörper liegt dem Vorderkörper an [Fig. 17 Abb. II a]); oder aber kann die zweite Windung spiralartig über die erste gelangen (der Hinterkörper liegt über dem Vorderkörper [Fig. 17 Abb. II b]).

Die erste Form des vollkommenen Einrollereflexes zeigt z. B. Mamestra pisi und M. persicaria. Wie auf der Fig. 17 Abb. II a zu sehen ist, wird der Kopf bei diesen Arten durch die Bauchbeine beiderseits überdeckt; bei M. persicaria ist die Leibesspitze in Form eines Schildes ausgebildet, so dass bei dieser Art der Schutz des Vorderkörpers sich noch wirksamer ausgestaltet. Die zweite Form des vollkommenen Einrollereflexes habe ich bloss bei den Afterraupen der Cimbex-Arten gesehen (Fig. 17 Abb. II b).

Infolge des Einrollens fällt die Raupe von der Unterlage herunter und verschwindet dadurch vor den Augen ihres Feindes. Es

war also von vornherein zu erwarten, dass ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Ausbildung des Einrollereflexes und der Fähigkeit einer Raupenart, sich schneller von der Unterlage loszulösen, bestehen dürfte.

In der Tat konnte ich beobachten, dass überhaupt kein Einrollereflex oder höchstens ein unvollkommener Einrollereflex sich meistens bei denjenigen Formen, welche auf der Unterlage festhaften, beobachten lässt. Den vollkommenen Einrollereflex zeigen hingegen meistens diejenigen Formen, welche ganz lose auf der Unterlage sitzen.

Diese Regelmässigkeit findet ihren anatomischen Ausdruck im Bau der Bauchbeine.

Wenn ich die Betrachtungen über den anatomischen Bau der Bauchbeine mit denjenigen Arten, bei denen ich nie den Einrollereflex hervorrufen konnte, beginnen soll, so muss ich mich zunächst den Arten, die den Schlagereflex des Typus C zeigen, zuwenden. Die Bauchbeine dieser Arten sind besonders stark entwickelt und zum vollkommenen Umklammern der Unterlage besonders geeignet; sie bestehen aus einigen übereinanderliegenden Falten, welche sich auszudehnen vermögen, wodurch die Verlängerung des Beines und ein genaues Anschmiegen an die Unterlage erreicht wird. Die Beinspitzen sind mit einem Hackenkranz versehen (Fig. 18 Abb. 1).

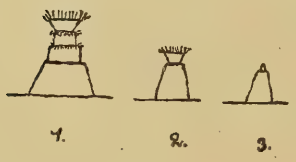


Fig. 18. Bauchbeine der Raupen. Abb. 1: Harpyja vinulae; Abb. 2: Mamestra pisi; Abb. 3: Arge ustulata. (Die freien Enden der Beine sind nach oben gerichtet.)

Wenn die Raupe auf einer passenden Stelle sitzt (z. B. auf einem Blattstiel), so umfassen die Bauchbeine kreisförmig die Unterlage so vollkommen, dass die beiderseitigen Hakenkränze gegenseitig in Berührung kommen. Die Raupe sitzt in diesen Fällen derart fest, dass es manchmal bei dem Loslösen leichter ist, die Beine abzureissen, als das Tier von der Unterlage zu trennen; solche Fälle sind mir z. B. bei Notodonta vorgekommen. Derartige Raupen zeigen, wie ich dies schon zu bemerken Gelegenheit hatte, keinen Einrollereflex.

Jene Arten, welche den vollkommenen Einrollereflex zeigen (Mamestra), haben die Bauchbeine viel einfacher gebaut; dieselben haben keine Falten, und der Hakenkranz ist schwächer entwickelt (Fig. 18 Abb. 2).

Die Beine der meisten anderen Arten, welche den unvollkommenen Einrollereflex zeigen, stehen mehr oder weniger in der Mitte zwischen diesen beiden extremen Fällen. Alle diese Raupen haften auch viel schwächer auf der Unterlage. Manche Arten befestigen sich gar mit dem Spinnfaden, um ein allzu leichtes Herabfallen zu verhindern (z. B. Pieris brassicae und viele andere). Schliesslich habe ich bei der Afterraupe einer Blattwespe (Arge ustulata) ganz rudimentär entwickelte Bauchbeine beobachtet (Fig. 18 Abb. 3). Die Vertreter dieser Art sitzen ja auch in der Ruhestellung mit herabhängendem und zusammengerolltem Hinterleib.

Der unvollkommene Einrollereflex ist die häufigste Form des Einrollens, so wie der Schlagereflex des Typus B die häufigste Art des Schlagens ist. Es fragt sich nun, ob diese beiden Abwehrreflexe ganz heterogene Erscheinungen sind, oder ob ein direkter Übergang des einen in den anderen sich finden lässt?

Um diese Frage zu beantworten, habe ich die Raupen, welche den Schlagereflex des Typus B und den Einrollereflex zeigen, untersucht und gefunden, dass der Schlagereflex bei der fortdauernden Reizung des Rückens entweder den Fortbewegungsreflexen Platz machen oder in den unvollkommenen Einrollereflex übergehen kann.

Den Mechanismus dieses letzteren Überganges habe ich genauer bei Pieris brassicae studiert. Bei einmaliger nicht übermässiger Reizung des Rückens wird zunächst der Schlagereflex hervorgerufen (Fig. 19 Abb. 1). Bei der fortdauernden Reizung richtet sich der Körper immer mehr auf; dabei lösen sich die Bauchbeine ein Paar nach dem anderen von der Unterlage los (Fig. 19 Abb. 2 und 3). Wenn schliesslich dieses „Aufbäumen" die höchste Stufe erreicht hat, kippt die Raupe auf eine Seite um und fällt herab (Fig. 19 Abb. 4). Gleichzeitig dreht sich die Raupe entlang ihrer Längsachse um einen Winkel von 90° derart, dass die Bauchseite nach innen zu liegen kommt, und schliesslich erreicht die Raupe den Boden, wo sie eingerollt liegen bleibt (Fig. 19 Abb. 5).

Der Schlagereflex ist also in den Einrollereflex übergegangen.

Wenn die Raupe statt auf dem Rücken auf der Seite gereizt wird, bzw. dieselbe alt oder träge ist, dreht sich das Tier in einer mit der Körperlängsachse gleichen Ebene gegen die gereizte Seite hin (Fig. 19 Abb. A). Wenn die Reizung fortdauert, so wird die Drehung immer stärker, bis das Tier herabfällt. Dabei dreht sich das Tier wieder derart um die Längsachse, dass die Bauchseite

nach innen zu liegen kommt, und wir schliesslich einen typischen Einrollereflex zu sehen bekommen (Fig. 19 Abb. 5).

Ausserdem habe ich einen recht interessanten Fall des Überganges des Schlage- in den Einrollereflex bei Spilosoma lubricipeda beobachtet. Bei der Reizung des Rückens zeigt Spilosoma keinen eigentlichen Schlagereflex, sondern rollt sie sich sofort ein und fällt herab (der unvollkommene Einrollereflex [Fig. 19 Abb. A und 5]). Aber manchmal zeigt die Raupe einen Schlagereflex des Typus B mit der entgegengesetzten Bewegungsrichtung, d. h. das Tier fährt mit dem Kopf gegen die Bauchseite (Fig. 19 Abb. B); dabei lösen sich die Bauchbeine von der Unterlage los, das Tier fällt herab und bleibt eingerollt auf dem Boden liegen (der unvollkommene Einrollereflex [Fig. 19 Abb. 5]).

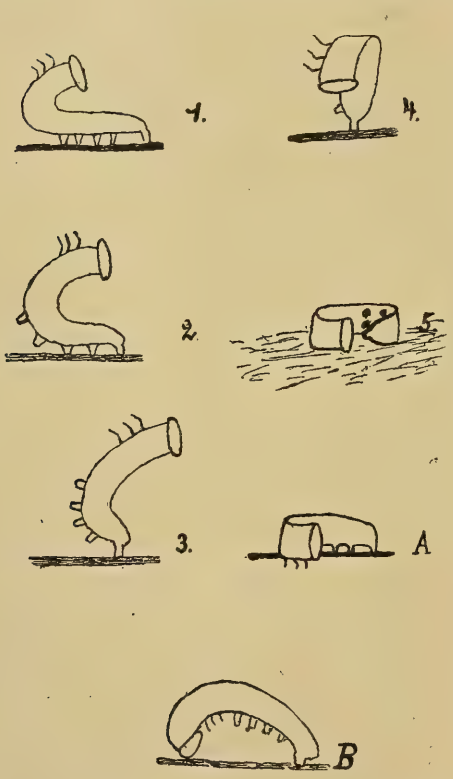


Fig. 19. Übergang des Schlagereflexes in den Einrollereflex. Abb. 1—5: Pieris brassicae; Abb. A: Pieris, Spilosoma; Abb. B: Spilosoma.

Alle diese Fälle haben die Möglichkeit des Überganges des Schlage- in den Einrollereflex und somit die Möglichkeit einer einheitlichen Auffassung beider Reflexarten gezeigt.

Es bleibt noch die Untersuchung der letzten von den uns interessierenden Fragen übrig, und zwar die Untersuchung der Frage, ob es möglich wäre, die beiden Abwehrreflexe in einer allgemeineren Bewegungsform wiederzufinden.

Es ist dies möglich, und wir werden gleich sehen, dass diese Bewegungsform im Gebiete der „Probierbewegungen“ zu suchen ist.

Wenn eine sich fortbewegende Raupe den Blattrand bzw. die Zweigspitze erreicht hat, so führt das Tier nach allen Richtungen

pendelnde, sozusagen suchende Bewegungen mit dem Vorderkörper aus („Probierbewegungen" nach Jennigs) (Fig. 20 Abb. 1).

Nicht allein mit dem Vorderleib, sondern auch mit dem Hinterleib ist die Raupe fähig, die Bewegungen, welche den Probierbewegungen durchaus ähnlich sehen, auszuführen. Wenn man eine sich fortbewegende Spannerraupe beobachtet, so sieht man öfters dieselbe Probierbewegungen mit dem Hinterleib im Momente ausführen, in dem der Hinterleib bei dem befestigten Vorderleib die Stütze sucht. Aber auch bei den anderen Raupen (Vanessa, Pieris) lassen sich die den Probierbewegungen des Vorderleibes ähnlichen Bewegungen des Hinterleibes beobachten. Um dieselben hervorzurufen, muss man bloss eine Raupe an dem Vorderleib mit den Fingern fassen und sie in die Luft heben; der Hinterleib beginnt sogleich jene Bewegungen auszuführen, welche mit den Probierbewegungen viel Ähnlichkeit zeigen (Fig. 20 Abb. 2). Dabei versucht manchmal die Raupe sich nach rückwärts fortzubewegen, falls sie einen Stützpunkt für den Hinterleib findet.

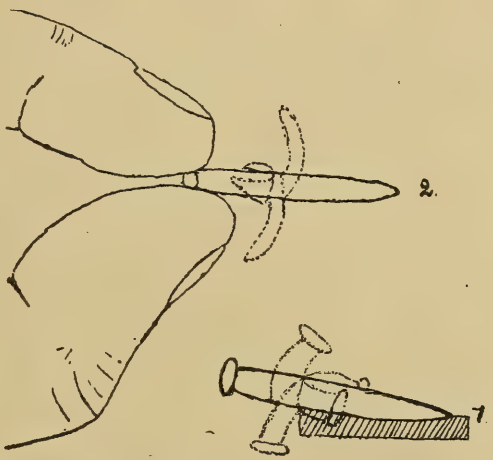


Fig. 20. Probierbewegungen einer Raupe.

Wenn man nun eine Raupe, welche die „Probierbewegungen" ausführt, etwas genauer beobachtet, so sieht man ohne Mühe, dass es dabei Momente gibt, in denen der Raupenkörper eine für den Schlagereflex und für den Einrollereflex charakteristische Stellung einnimmt (Fig. 19 und 20). Wir können also ohne Zwang die von uns untersuchten Abwehrreflexe als die in ihrer Richtung konstant bestimmten „Probierbewegungen" definieren.

Wenn wir zum Schluss ein einheitliches Bild der von uns analysierten Abwehrreflexen zu entwerfen versuchen, so können wir zusammenfassend sagen, dass

1. der Schlagereflex sich als eine durch die Applikationsstelle des Reizes in ihrer Richtung konstant bestimmte „Probierbewegung“ definieren lässt;
2. der Einrollereflex lässt sich als der bis aufs äusserste getriebene Schlagereflex auffassen.

Dieses „Äusserste“ hat ziemlich weitliegende Grenzen bei den Arten, bei denen der Schlagereflex die Hauptrolle im Kampfe gegen die Feinde spielt. Dagegen wird bei den Arten, bei denen der Einrollereflex von der grössten Bedeutung für den Schutz des Organismus gegen Angreifer ist, diese äusserste Grenze schon bald erreicht.

Die Möglichkeit der Auffassung einiger typischer Reflexe als der in ihrer Richtung konstant bestimmten „Probierbewegungen“ lässt unwillkürlich an eine Theorie erinnern, die die Entstehung der Reflexe aus Probierbewegungen für wahrscheinlich hält.

Ich möchte diese Theorie in der kurzen Zusammenfassung von Becher hier wiedergeben: „Die Reflexe im engen, strengen Wortsinn sind Reizreaktionen, die in ganz bestimmter Form verlaufen; ihnen stehen unbestimmtere „Probierbewegungen“ zur Seite, die nicht unmittelbar, sondern mehr zufällig einen Zweck erfüllen. Es scheint nach sorgfältigen neueren tierpsychologischen Untersuchungen (Lloyd Morgan, Thorndike, Holmes, Jennings), dass solche vielseitigen Probierbewegungen die einfachste Grundlage der Entwicklung tierischen Handelns abgeben. Ein ungünstiger Reiz bewirkt alle möglichen Bewegungen; beseitigt eine von ihnen den Reiz, so wird diese Erfahrung gedächtnismässig festgehalten. (Die Fussnote hierzu: Hierin besteht die „Selektion aus überproduzierten Bewegungen“ [Bain], oder die „Methode von Versuch und Irrtum“ beim tierischen Handeln.) Wiederholt sich der Reiz, so erfolgt nun sofort die erfahrungsmässig bewährte Reaktion. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass typische Reflexe ebenso wie Willenshandlungen solchen Probierbewegungen gegenüber sekundär sind[1]).“

Wegen Mangel am genügenden, experimentell gewonnenen Material ist es verfrüht, diese Frage schon jetzt im positiven oder negativen Sinne entscheiden zu wollen.

---

1) E. Becker, Gehirn und Seele S. 312. 1911.

4. Über Putzreflexe bei Insekten.

a) Putzreflexe als Hilfsmittel für die Beurteilung des biologischen Wertes der Sinnesorgane.

Der Ausgangspunkt für diese Arbeit war die Beobachtung, dass die Insekten während des Erregungsstadiums beim Narkotisieren und viel mehr noch nach dem Erwachen aus der Narkose sich zu putzen pflegen. Was mir bei diesem Vorgang von besonderem Interesse schien, war das Putzen der Sinnesorgane; der Untersuchung des Putzens dieser Organe ist diese Abhandlung gewidmet.

Aus einer näheren Analyse des Putzvorganges der Sinnesorgane hoffte ich Aufschluss über den biologischen Wert einzelner Sinnesorgane zu gewinnen. Denn gleich bei den ersten Beobachtungen konnte ich feststellen, dass die Insekten im Erregungsstadium während des Narkotisierens und noch häufiger nach dem Erwachen aus der Narkose diejenigen Sinnesorgane besonders häufig und sorgfältig putzen, die für dieselben die grösste vitale Rolle im normalen Leben spielen.

Bei den weiteren Untersuchungen hat sich erwiesen, dass die soeben erwähnte Tätigkeit nicht bloss durch die Äthernarkose (Chloroform wirkt viel zu stark!), sondern überhaupt jedes Versetzen des Insektes in den Zustand der erhöhten Erregbarkeit herbeigeführt wird, und zwar putzt sich das Insekt die Sinnesorgane im Übergangsstadium von der Ruhe in den Zustand der erhöhten Motilität.

Diesen Zustand konnte ich ausser im Gefolge der Äthernarkose[1]) bei der Einwirkung des Vakuums in der Luftpumpe (während des Luftauspumpens und insbesondere gleich nach dem Hineinlassen der Luft unter die Glocke), bei der Kältestarre (gleich nach der Einwirkung einer höheren Temperatur auf die erstarrten Insekten[2]),

---

1) Bei einem Privatgespräch über meine Versuchsergebnisse mit dem Herrn Kustos Handlirsch aus dem k. k. Naturhistorischen Hofmuseum hatte dieser die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, dass auch er Putzreflexe bei Insekten während der Chloroformnarkose und nach dem Aufspiessen lebender Tiere wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte.

2) Vgl. hierzu folgende Beobachtung von Kearton: „Am letzten Tage des Januar 1901 fand ich eine betäubte Wespe .... im Garten. — In einem ungeheizten Zimmer, in welchem das Thermometer 6° C. zeigte, war nicht das geringste Lebenszeichen in dem Tierchen. Als ich es in ein geheiztes Zimmer nahm, zeigte sich keine Bewegung bis 12° C., bei welcher Temperatur eine

bei dem Wechsel von Dunkelheit — Licht usw. erzielen. Bei der Anwendung einer dieser Methoden (in der Regel entweder Äthernarkose oder Vakuum) lässt sich nun im allgemeinen beobachten, dass jene Insekten, die stark entwickelte Augen und rudimentäre Fühlhörner besitzen und als ausgesprochene Augentiere gelten, auch die Augen besonders häufig und sorgfältig putzen; die Nachttiere, die Tiere, die durch ihre Lebensgewohnheiten an das Aufsuchen von verborgenen, stark riechenden Stoffen angewiesen sind, und die Tiere mit wenig entwickelten Augen, die als osmatische Tiere gelten, putzen besonders häufig und sorgfältig die Fühlhörner. Schliesslich putzen die Tiere, bei denen der Rüssel, die Zunge bzw. Kiefertaster als Sinnesorgane eine grosse vitale Rolle im normalen Leben zu spielen scheinen, auch diese Organe besonders häufig und sorgfältig. Neben dem Augen- und Fühlerputzen reinigen alle Insekten die Mundteile. In der nachstehenden Tabelle 4 sind die von mir untersuchten Insekten mit dem Hinweis, welches Sinnesorgan hauptsächlich geputzt wird, zusammengestellt.

Tabelle 4.

I. Die Arten, die hauptsächlich Augen putzen.	1. Kleinzirpe (Triecphora). 2. Fliegenarten.
II. Die Arten, die Augen und Fühlhörner ungefähr gleich oft putzen.	1. Heuschrecke (die Art mit den kurzen Fühlhörnern [Chrysochraon]; hingegen putzen die Arten mit den langen Fühlhörnern [Platycleis und Odontura] hauptsächlich die Fühlhörner). 2. Honigbiene. 3. Hummel.
III. Die Arten, die Augen und Kiefertaster ungefähr gleich oft putzen.	Marienkäfer.
IV. Die Arten, die Fühlhörner und Rüssel ungefähr gleich oft putzen.	Wanzenarten.
V. Die Arten, die hauptsächlich den Knopf der Fühlhörner putzen.	1. Totengräber (Necrophorus). 2. Bienenwolf (Trichodes).
VI. Die Arten, die hauptsächlich die Fühlhörner putzen.	Alle übrigen, also die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Arten.

harmonikaähnliche Bewegung im Hinterleib sowie ein Zucken in den Beinen begann. Bei 12½° C. fing das Insekt an, sich die Fühler zu putzen, bei 13° C. spazierte es aus der Schachtel, und bei 21° C. flog es munter im Zimmer umher.“ (Kearton, Tierleben in freier Natur S. 150—151. 1905.)

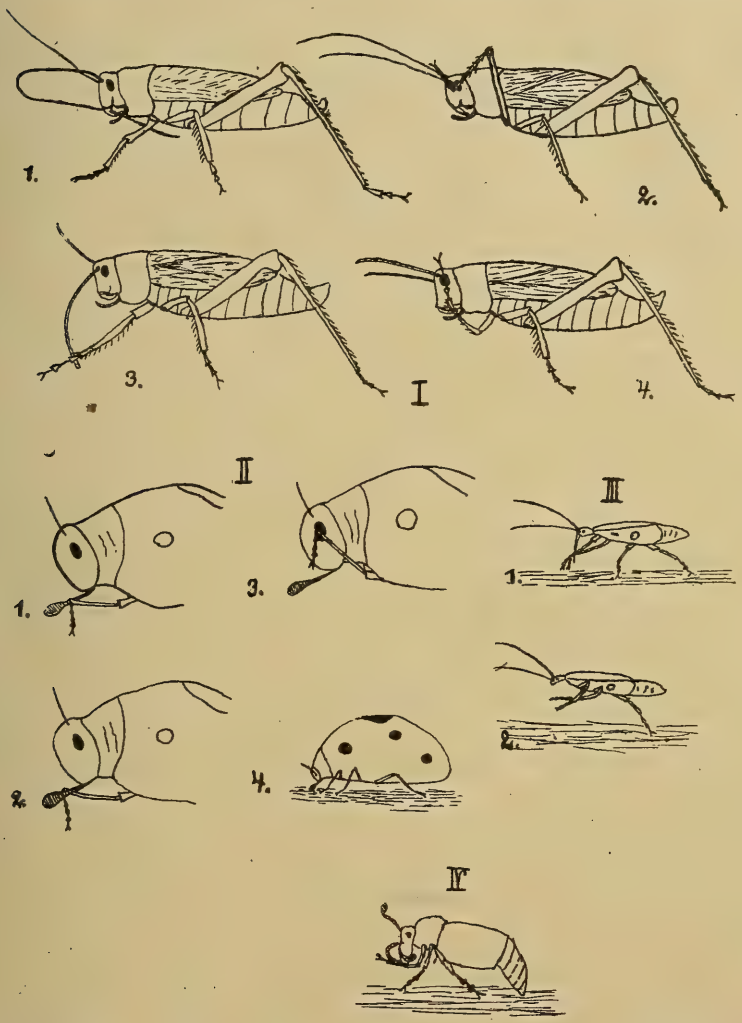


Fig. 21. Putzreflexe als Hilfsmittel zur Beurteilung des biologischen Wertes der Sinnesrezeptionen.

I. Heuschreckenarten: Die Arten mit den langen Fühlhörnern putzen hauptsächlich Fühlhörner (Abb. 1: Platycleis brachyptera *L.*) und bloss selten die Augen (Abb. 2: Odontura punctatissima). Die Arten mit den kurzen Fühlhörnern putzen hauptsächlich die Augen (Abb. 4: Chrysochraon dispar) und seltener die Fühlhörner (Abb. 3: Chrysochraon dispar).

II. Marienkäfer (Coccinella semipunctata): Der siebenpunktierte Marienkäfer, sich den Kopf (Abb. 3) und den Kiefertaster von aussen (Abb. 1) und von innen (Abb. 2) putzend. Die Abb. 4 zeigt die normale Stellung des Marienkäfers mit dem den Boden berührenden Kiefertaster; diese Stellung bewahrt er auch während der Bewegung.

III. Ritterwanze (Lygaeus saxatilis): Abb. 1: Eine Feuerwanze, sich den Rüssel putzend. Abb. 2: Das gleiche Tier, sich das Vorderbein putzend.

IV. Totengräber (Necrophorus-Sp.): Der Totengräber putzt mit den Mundwerkzeugen bloss den Fühlerknopf, der als vermutlicher Sitz der Geruchsrezeptionen gilt.

Die Arten, die hauptsächlich entweder Augen allein oder Fühler allein putzen, brauchen keine weitere Erwähnung; um so bemerkenswerter sind die anderen Arten.

So putzt die Honigbiene, bei der nach dem Stand unserer Kenntnisse die Fühler und Augen ungefähr die gleiche Rolle bei dem Erkennen der Umgebung spielen, ungefähr gleich häufig und sorgfältig beide Organe.

Gleich verhalten sich die Hummel und die Heuschrecke mit den kurzen Fühlern (Chrysochraon dispar). Hingegen putzt die Heuschreckenart mit den langen Fühlern (Platycleis brachyptera *L.*) hauptsächlich die letzteren Organe (Fig. 21 I).

Die Insekten, bei denen entweder dem Rüssel oder dem Kiefertaster eine grössere vitale Bedeutung zukommt, putzen besonders häufig und sorgfältig diese Organe. So hat z. B. der Marienkäfer schwach entwickelte Fühler, dafür stark entwickelte Kiefertaster und Augen. Bei der Fortbewegung befühlt der Käfer ununterbrochen die Unterlage mit dem Kiefertaster (Fig. 21 II: Abb. 4); diese Organe scheinen für den Marienkäfer die gleiche Rolle wie die Fühler für die anderen Insektenarten zu spielen [1]).

In der Tat putzt das Insekt die Kiefertaster neben den Augen besonders häufig und sorgfältig (Fig. 21 I). Die Fühler putzt der Käfer überhaupt nicht.

Die Wanzen hingegen, die bei ihren Wanderungen an der Futterpflanze die zur Saftentnahme zusagende Stelle mit den tastenden Rüsselbewegungen aufsuchen, putzen auch den Rüssel neben dem Fühler besonders sorfältig und häufig (Fig. 21 III).

Von den hauptsächlich fühlerputzenden Insekten müssen Totengräber und Bienenwolf, d. h. die Insekten mit den knopfförmigen (Totengräber) bzw. mit den keulenförmigen (Bienenwolf) Fühlhörnern näher betrachtet werden.

Nach den anatomischen Befunden gelten die knopfförmigen Anschwellungen der Fühler als Hauptsitz der Geruchsorgane. Wenn

---

1) Diese Beobachtung würde der Behauptung Plateau's widersprechen, dass die Taster bei den nagenden Insekten funktionell bedeutungslos seien. Auch Wasmann erhebt dagegen Protest. Vgl. Wasmann, Das Gesellschaftsleben der Ameisen Bd. 1 S. 69, 71. 1915.

also die Putzreflexe wirklich ein Hilfsmittel für die Beurteilung des biologischen Wertes der Sinnesorgane dienen sollten, so müssten die Arten mit den Anschwellungen an den Fühlerenden besonders häufig und sorgfältig die Fühlerknöpfe putzen.

In der Tat konnte ich feststellen, dass beide Arten (Totengräber und Bienenwolf) den Fühlerschaft und den verjüngten Fühlerteil mit den gleichsinnigen Vorderbeinen abwischen; bloss die Fühlerknöpfe allein reinigen sie besonders sorgfältig durch das Benagen mit den Mundwerkzeugen (Fig. 21 IV).

Alle diese Fälle bekräftigen die oben aufgestellte Behauptung über die Brauchbarkeit der Putzreflexe für die Beurteilung des biologischen Wertes der Sinnesorgane[1]).

Weit nicht bei allen von mir untersuchten Arten konnte ich indessen die Putzreflexe durch die Äthernarkose bzw. Vakuum usw. hervorrufen. Viele Arten reagierten erst bei direkter Applikation eines chemisch-mechanischen Reizes (Mischung von Formalin + Seifelösung + schwarze Tusche + Syndetikon) auf die Sinnesorgane[2]); viele andere wiederum konnte ich unter keinen Umständen zum Putzen bringen[3]).

Es hat sich dabei herausgestellt, dass die mehr oder weniger ausgesprochene Neigung zum Putzen von der Entwicklungsstufe und Lebensart der Art abhängt, denn ich konnte im allgemeinen feststellen, dass, je ein reaktionsreicheres Verhalten eine Insektenart

---

1) Diese Regel findet möglicherweise ihre Anwendung auch bei den Wirbeltieren. Wenigstens lassen dies meine in dieser Richtung angestellten Versuche an Laubfröschen und weissen Mäusen vermuten. Nach dem Erwachen aus der Äthernarkose putzten die Laubfrösche (Augentiere) hauptsächlich die Augen, die weissen Mäuse aber (osmatische Tiere) die Nase. Neuerdings hatte Herr Prof. Kreidl die Freundlichkeit, meine Aufmerksamkeit darauf zu lenken, dass die Frösche in der Luftpumpe, und zwar hauptsächlich im Momente der Luftzufuhr ins Vakuum, die Augen putzen.

2) Selbstredend wurden bei den früheren Betrachtungen über die Putzreflexe als Hilfsmittel für die Beurteilung des biologischen Wertes der Sinnesorgane ausschliesslich die Arten berücksichtigt, bei denen die Putzreflexe sich schon beim Narkotisieren bzw. im Vakuum hervorrufen liessen.

3) Bei den Vertretern der Familie der Schröter (Lucanidae), bei denen ich mit keiner von den angewandten Methoden das Putzen der Fühler herbeiführen konnte, ruft jede unmittelbare Reizung ihrer kleinen durchblätterten Fühler stets ein Zurückziehen dieser Organe hervor.

zeigt, desto leichter und ausgiebiger sich die Putzreflexe der Sinnesorgane hervorrufen lassen. Auch unter den normalen Lebensbedingungen putzen sich die reaktionsreichen Arten viel öfters als die reaktionsarmen.

Die Versuche haben nämlich ergeben, dass im grossen und ganzen die beweglichen Arten, soziale Insekten und überhaupt die Insekten, deren Leben unter vielseitigen und heterogenen Bedingungen gleich gut gedeihen kann, sich schon beim Versetzen in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit ausgiebig putzen. Hingegen putzen sich die trägen Arten und überhaupt die einer monotonen Umgebung angepassten Insekten erst bei direkter Applikation des chemisch-mechanischen Reizes auf die Sinnesorgane, bzw. putzen sie sich überhaupt gar nicht. Die folgende Tabelle bringt die Beispiele für diese Regel.

Tabelle 5.

I. Arten, bei denen die Putzreflexe der Sinnesorgane sich schon durch das Versetzen in den Zustand der gesteigerten Erregbarkeit (Schwankungen im Luftdruck, Erwachen aus der Äthernarkose, Kälte — Wärme, Dunkelheit — Licht usw.) hervorrufen lassen.	1. Tausendfüssler (Lithobius-Sp.). 2. Landjungfer (Hemerobius-Sp.). 3. Küchenschabe (Periplaneta orient.). 4. Lappländische Schabe (Ectobia lapponica). 5. Heuschreckenarten. 6. Kleinzirpe (Triecphora-Sp.). 7. Wanzenarten. 8. Fliegenarten. 9. Wespenarten. 10. Honigbiene. 11. Hummel. 12. Ameisenarten. 13. Laufkäferarten. 14. Moderkäferarten. 15. Totengräber. 16. Heckenweichkäfer (Cantharis fusca). 17. Plateumaris-Sp. 18. Bienenwolf (Triochodes apiarius). 19. Rüsselkäferarten. 20. Bockkäferarten. 21. Blattkäferarten. 22. Fallkäferarten (Cryptocephalus-Sp.). 23. Marienkäfer.
II. Arten, bei denen die Putzreflexe der Sinnesorgane sich erst durch direkte Applikation eines chemisch-mechanischen Reizes auf die Sinnesorgane selbst hervorrufen lassen.	1. Assel. 2. Florfliege (Chrysopa-Sp.). 3. Skorpionfliege (Panorpa montana). 4. Afterfrühlingsfliege (eine Perlide). 5. Libellenarten. 6. Ohrwurm. 7. Wasserläufer. 8. Blindwanze (eine Capside). 9. Schnakenarten (?). 10. Mordfliege (Laphria-Sp.). 11. Sandläufer. 12. Aaskäfer (Silpha obscura).

Tabelle 5 (Fortsetzung).

	13. Mehlkäfer. 14. Haselnusswickler (Apoderus coryli). 15. Blütenbockkäfer (Agapanthia cardui). 16. Dickschenkelkäfer (Oedemera-Sp.). 17. Blattkäfer (Orina gloriosa). 18. Schildkäfer (Cassida viridis).
III. Arten, bei denen die Putzreflexe der Sinnesorgane mit keiner der angewandten Methoden hervorgerufen werden konnten.	1. Tausendfüssler (Julus-Sp.). 2. Einige Spinnenarten. 3. Köcherfliege. 4. Eintagsfliege. 5. Singzirpe. 6. Schnake (Tipula-Sp.). 7. Schmetterlinge. 8. Speckkäfer (Dermestes cardarius). 9. Vertreter der Familie Lucanidae (vgl. Tab. im Anhang Nr. 56 bis inkl. 62). 10. Schnellkäferarten. 11. Greiskäfer (Dascillus cervinus). 12. Johanniswürmchen. 13. Schlichtbock (Asemum striatum [??]). 14. Der gerandete Blattkäfer (Chrysomela marginalis [??]).

Schon beim Narkotisieren bzw. bei der Luftverdünnung unter der Luftpumpe kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit voraussagen, zu welcher Kategorie das untersuchte Insekt gehört.

Denn es scheint, dass, je rapider eine Art sich narkotisieren lässt, desto leichter die Putzreflexe auftreten.

Um nun zum Schluss sich Rechenschaft darüber zu geben, warum eigentlich ein Tier die Sinnesorgane nach dem Erwachen aus der Narkose usw. putzt, möchte ich zunächst daran erinnern, dass die Putzreflexe im Momente des Überganges von der Ruhe zur Aktivität ausgelöst werden. Es scheint mir möglich, diese Tatsachen folgendermaassen erklären zu können:

Im normalen (aktiven) Leben wird der Putzreflex durch die infolge der Verunreinigung der Sinnesorgane mangelhaften Rezeptionen der Aussenwelt ausgelöst.

Im Zustande der Ruhe (Schlaf, Narkose usw.) ist die Rezeptionsfähigkeit der Sinnesorgane herabgesetzt.

Im Momente nun, in dem das Tier beginnt, wieder aktiv zu werden, d. h. im Beginne der gesteigerten Motilität (Erregungsstadium beim Narkotisieren oder nach dem Erwachen bzw. während der beginnenden Atemnot unter der Glocke der Luftpumpe usw.),

empfängt es infolge der noch andauernden, teilweise herabgesetzten Rezeptionsfähigkeit die Reize der Aussenwelt nur mangelhaft, d. h. so, als ob die Sinnesorgane „verunreinigt" wären. Es putzt also die letzteren, ohne etwaige periphere Reizung[1]), bloss aus inneren Impulsen.

Es lässt sich diese Hypothese auch folgendermaassen zusammenfassen:

In der Ruhe, die bei den Insekten möglicherweise einem schlafähnlichen Zustand nahekommt, ist die Erregbarkeit des Nervensystems herabgesetzt.

In den ersten Momenten, in denen das Insekt infolge der Steigerung der allgemeinen Erregbarkeit beginnt, die gesteigerte Aktivität wieder zu äussern, bleibt dennoch die Rezeptionsfähigkeit des Nervensystems immer noch gering. Nach dem Gesetze der exzentrischen Lokalisation überträgt nun das Tier seine mangelhafte zentrale Erregung durch die sonst wirksamen Reize der Aussenwel auf die peripheren Endpunkte der Rezeptoren.

Indessen löst die mangelhafte Erregung der Rezeptoren durch die wirksamen Reize im normalen Leben reflektorisch die Putzbewegungen aus.

b) Mechanismus des Putzens.

Was weiter bei der Untersuchung der Putzreflexe der Sinnesorgane von Interesse zu sein scheint, ist der Mechanismus des Putzens.

Wenn der Mechanismus des Augenputzens naturgemäss sich einfacher gestalten muss, schien mir von besonderer Bedeutung, den Vorgang des Fühlerputzens näher zu verfolgen. Der Bau der Fühler ist ja bei den verschiedenen Arten so mannigfaltig, dass unwillkürlich sich die Frage aufdrängt, wie diese oder jene Art das schwierige Problem löst, ihre mehr oder weniger abenteuerlich gestalteten Fühlhörner zu reinigen.

Was das methodische Verfahren betrifft, so reizte ich in den Fällen, in denen ich mit der Narkose, Vakuum usw. keinen Erfolg

1) Dass es sich hier nicht um die Folge einer unmittelbaren Reizung der Sinnesorgane durch Äther handelt, scheint dadurch bewiesen zu sein, dass einerseits die Putzreflexe meistens erst nach dem Erwachen, das heisst eine längere Zeit nach dem Aufhören der Ätherwirkung, auftraten, anderseits aber die gleichen Erscheinungen sich durch andere Mittel (Vakuum, Kältestarre, Wechsel zwischen Dunkelheit — Licht) hervorrufen lassen.

hatte, unmittelbar die Fühler (und Augen) mit der oben erwähnten Lösung (Mischung von Formalin + Seifelösung + schwarze Tusche + Syndetikon).

Dieses Gemisch musste einerseits chemische (Formalin, Seife), andererseits mechanische (Tuschepartikelchen, Syndetikon) Wirkung ausüben.

Die einzelnen Versuchsergebnisse möchte ich nun separat und etwas eingehender behandeln.

Als erstes Resultat dieser Untersuchungen ist zunächst hervorzuheben, dass beim Augen- und Fühlerputzen und beim Reinigen der Putzorgane (Vorderbeine) alle denkbaren und mechanisch einfachsten Fälle verwirklicht sind.

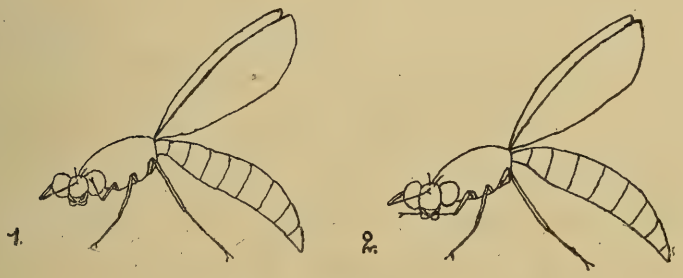


Fig. 22. Augenputzen.

Abb. 1: Libellenarten (Libellula depressa und Agrion-Sc.). Abwischen der beiden Augen auf einmal je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.

Abb. 2: Abwischen des linken Auges mit dem gleichsinnigen Vorderbein, gleichzeitig Putzen des rechten Vorderbeines mit den Mundwerkzeugen. (Vgl. auch Fig. 26: Abb. 1.)

Was zunächst das Augenputzen betrifft, so sind bloss zwei mechanisch einfachste Fälle denkbar, und zwar entweder das Abwischen des Auges mit dem einen Vorderbein oder das Abwischen beider Augen gleichzeitig mit beiden Vorderbeinen. Beide Fälle sind in der Tat in der Natur zu treffen (Fig. 22). (Vgl. Tab. 6.)

Das Fühlerputzen kann entweder mit den Beinen oder mit den Mundwerkzeugen bewerkstelligt werden.

Beim Fühlerputzen mit den Beinen können zwei Fälle unterschieden werden. Im ersten Falle bleibt der Kopf und das Fühlhorn mehr oder weniger unbeweglich (Kopf: passiv), und bloss die Vorderbeine führen putzende Bewegungen aus (Beine: aktiv).

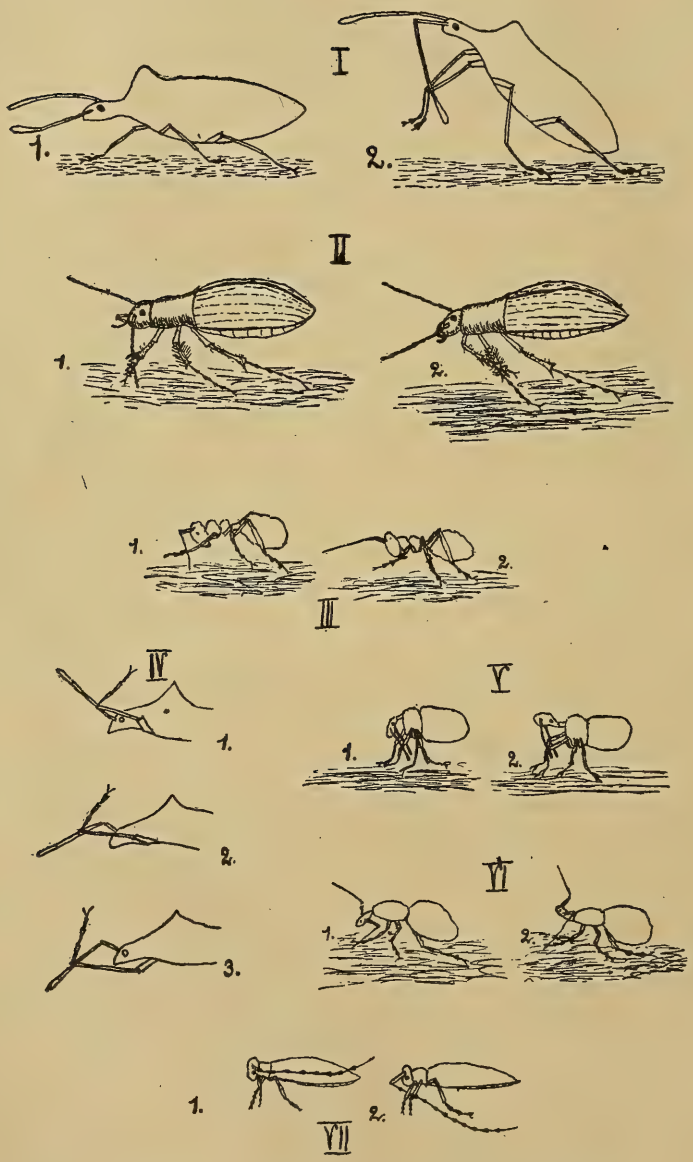


Fig. 23. Fühlerputzen mit den Beinen.
(Erklärung s. S. 59.)

Erklärung zu Fig. 23, S. 58.

I—IV. Beispiele von den Fällen, in denen der Kopf unbeweglich bleibt und bloss die Vorderbeine putzende Bewegungen ausführen:

I. Viele Wanzenarten (z. B. Eurydema-Sp., Palomena prasina, Syromastes usw.). Abb. 1: Ruhestellung. Abb. 2: Putzen eines Fühlhornes mit den beiden Vorderbeinen (charakteristische Putzstellung!).

II. Laufkäfer (Carabus Scheidleri). Abb. 1: Putzen eines Fühlhornes mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Abb. 2: Reinigen des Putzorganes am gleichsinnigen Mittelbein.

III. Ameisenarten (Formica rufa, Campanotus herculaneus). Abb. 1: Putzen eines Fühlhornes mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Abb. 2: Reinigen des Putzorganes mit den Mundwerkzeugen.

IV. Eine andere Haltung des Tarsus bei dem Putzen der Fühlhörner. (Abb. 1—3: Tropicoris rufipes *L.*)

V und VI. Beispiele von den Fällen, in denen die Vorderbeine die passive Rolle eines das Fühlhorn festhaltenden Apparates spielen und der Kopf sich bei dem Putzen aktiv verhält, d. h. durch die Kopfbewegungen wird das Fühlhorn durch die Putzvorrichtung gezogen:

V. Haselnusswickler (Apoderus coryli). Abb. 1: Erfassen beider Fühler auf einmal, je mit der betreffenden Putzvorrichtung des gleichsinnigen Vorderbeines. Abb. 2: Emporheben des Kopfes und Durchziehen der Fühler durch die Putzvorrichtungen.

VI. Rüsselkäferarten (Otiorrhynchus gemmatus und Phyllobius psittacinus). Abb. 1: Niederdrücken eines Fühlhornes gegen die Unterlage mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Abb. 2: Emporheben des Kopfes und Durchziehen des Fühlers durch die Putzvorrichtungen.

VII. Durchziehen des Fühlhornes zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen (Abb. 2) und Reinigen der Putzorgane (Abb. 1) (Bockkäfer [Agapanthia cardui]).

Im zweiten Falle spielen die Vorderbeine die passive Rolle eines das Fühlhorn, festhaltenden Apparates (Beine: passiv), und bloss der Kopf verhält sich beim Putzen aktiv, d. h. durch aufwärts gerichtete Kopfbewegungen wird das Fühlhorn durch die Putzvorrichtungen gezogen. Beide dieser Fälle mit allen möglichen Kombinationen innerhalb jeden Falles[1]) habe ich gefunden (Fig. 23).

Auch das Durchziehen des Fühlers zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen als Putzreflex ist verwirklicht (Fig. 23 VII).

Beim Putzen der Fühler mit den Mundwerkzeugen ist es denkbar, dass der Fühler entweder mit dem gleichsinnigen oder mit dem gegenüberliegenden Vorderbein in den Mund hineingesteckt wird; ausserdem sind aber die Fälle denkbar, in denen das Fühlhorn mit dem Kiefertaster in den Mund hineingesteckt sein könnte. Während des Putzens könnte das Fühlhorn entweder mit dem Bein unterstützt werden oder aber losgelassen sein. Alle diese Fälle[2]) habe ich in der Tat beobachtet (Fig. 21 VI, 24 und 25 I).

1) Mit vielleicht einer einzigen Ausnahme, und zwar Abwischen des Fühlers (bzw. des Auges) mit dem gegenüberliegenden Vorderbein.

2) Mit vielleicht einer einzigen Ausnahme, und zwar Stecken eines Fühlhornes in den Mund auf einmal mit den beiden Vorderbeinen.

Schliesslich ist bei den Untersuchungen des Vorganges des Putzens noch zu berücksichtigen, wie die Vorderbeine, falls sie als Putzorgane dienen, gereinigt werden. Hier sind drei Hauptarten des Putzens möglich, und zwar die Vorderbeine werden entweder durch Aneinanderreiben oder mit dem Mittelbein oder schliesslich mit den Mundwerkzeugen gereinigt.

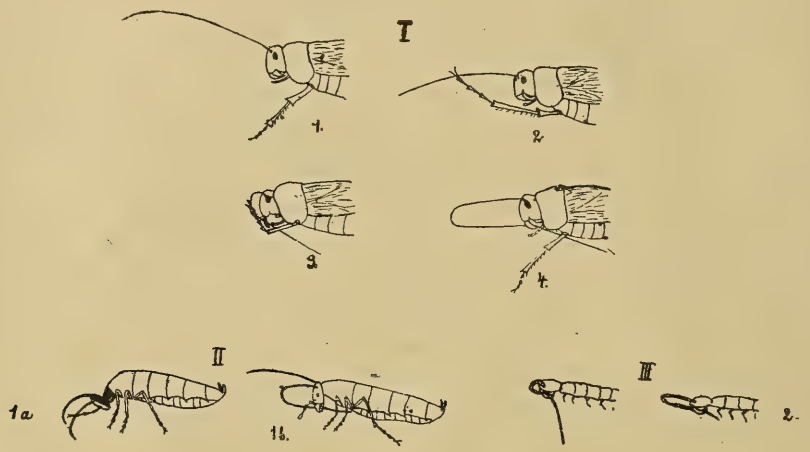


Fig. 24. Fühlerputzen mit den Mundwerkzeugen.

I. Hineinstecken des Fühlers in den Mund mit dem gleichsinnigen Vorderbein (Abb. 1—4: Heuschrecke [Platycleis brachyptera *L.*]).
II. Hineinstecken des Fühlers in den Mund mit dem gegenüberliegenden Vorderbein (Abb. 1a—1b: Küchenschabe [Periplaneta orientalis]).
III. Hineinstecken des Fühlers in den Mund mit dem Kieferfuss (Abb. 1—2: Tausendfüssler [Littobius-Sp.]). (Vgl. auch Fig. 25 I.)

Alle diese Fälle habe ich bei meinen Untersuchungen tatsächlich gefunden (Fig. 23 II und III und 26 I).

Der Mechanismus des Putzens war in den obigen Ausführungen bloss grob skizziert:

Die Einzelheiten und weitere Beispiele können der nachfolgenden Tabelle 6 (S. 61—63) entnommen werden.

Was noch die Vorderbeine als Putzorgan betrifft, so ist hier folgendes zu bemerken:

Falls die Vorderbeine als Putzorgane dienen, bzw. wenn diedieselben zum Hineinstecken der Fühlhörner in den Mund verwendet werden, so brauchen die Vorderbeine nicht in der gleichen Weise wie die Fühler geputzt zu werden. Hier sind alle möglichen Kombinationen zu vergegenwärtigen, wie dies die auf S. 63 abgedruckte Tabelle 7 zeigt.

Tabelle 6.

Augenputzen:	1. Bloss ein Auge auf einmal wird mit dem gleichsinnigen Vorderbein abgewischt.	1. Kleinzirpe (Triecphora-Sp.). 2. Heuschreckenarten. 2. Biene. 4. Marienkäfer.
	2. Beide Augen auf einmal werden je mit dem gleichsinnigen Vorderbein abgewischt.	1. Fliegenarten. 2. Libellenarten.
Fühlerputzen: I. Mit den Beinen:	A. Fälle, in denen der Kopf (und die Fühlhörner) unbeweglich (passiv) bleiben und bloss die Vorderbeine putzende Bewegungen ausführen (Beine: aktiv):	
	1. Bloss ein Fühlhorn auf einmal wird mit dem gleichsinnigen Vorderbein geputzt.	1. Papierwespe (öfters). 2. Biene. 3. Hummel. 4. Ameisenarten. 5. Laufkäfer (öfters). 6. Plateumaris-Sp. 7. Bockkäferarten.
	2. Bloss ein Fühlhorn wird mit den beiden Vorderbeinen auf einmal abgewischt.	1. Landjungfer (Hemerobius). 2. Skorpionfliege. 3. Viele Wanzenarten. 4. Moderkäfer (Staphylinus). 5. Pappelblattkäfer (Lina). 6. Schildkäfer (manchmal).
	3. Beide Fühlhörner werden auf einmal, je mit dem gleichsinnigen Vorderbein abgewischt.	1. Sandläufer. 2. Laufkäfer (öfters). 3. Papierwespe (öfters). 4. Blattkäfer (öfters). 5. Schildkäfer (manchmal). 6. Bienenwolf (Trichodes) (öfters). 7. Dickschenkelkäfer (manchmal).
	4. Beide Fühlhörner werden auf einmal mit bloss einem Vorderbein abgewischt.	1. Bienenwolf (Trichodes) (manchmal).
	B. Fälle, in denen die Vorderbeine die passive Rolle eines das Fühlhorn festhaltenden Apparates spielen, und der Kopf (und das Fühlhorn) sich beim Putzen aktiv verhält, d. h. durch die Kopfbewegungen wird das Fühlhorn durch die Putzvorrichtungen gezogen:	
	1. Bloss ein Fühlhorn wird mit dem gleichsinnigen Vorderbein gegen die Unterlage gedrückt und durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtungen des Vorderbeines gezogen.	1. Rüsselkäferarten. 2. Mehlkäfer.
	2. Bloss ein Fühlhorn wird mit den Putzvorrichtungen des gleichsinnigen Vorderbeines erfasst und durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtungen gezogen.	1. Möglicherweise manchmal einige Bockkäferarten (Saperda). 2. Möglicherweise manchmal Blattkäfer (Galleruca).

Tabelle 6 (Fortsetzung).

	3. Beide Fühlhörner werden auf einmal, je mit dem gleichsinnigen Vorderbein gegen die Unterlage hin gedrückt und durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtungen der Vorderbeine gezogen.	1. Wahrscheinlich Afterfrühlingsfliege (eine Perlide).
	4. Beide Fühlhörner werden auf einmal, je mit der betreffenden Putzvorrichtung des gleichsinnigen Vorderbeines erfasst und durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtung gezogen.	1. Haselnusswickler (Apoderus coryli). 2. Blattkäfer (Galleruca) (manchmal).
	C. Das Fühlhorn wird zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen durchgezogen.	1. Einige Bockkäferarten (Saperda, Agapanthia) (manchmal). 2. Möglicherweise manchmal Blattkäfer (Galleruca).
II. Mit den Mundwerkzeugen:	A. Bloss ein Fühlhorn wird in den Mund gesteckt:	
	1. Mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	1. Heuschreckenarten (mit den langen Fühlern, z. B. Platycleis). 2. Ohrwurm. 3. Mistlieb (Philonthus). 4. Totengräber. 5. Aaskäfer (Silpha). 6. Heckenweichkäfer (Cantharis). 7. Viele Bockkäferarten. 8. Dickschenkelkäfer (Oedemera).
	2. Mit dem gegenüberliegenden Vorderbein.	1. Küchenschabe (Periplaneta).
	3. Mit dem Kiefertaster.	1. Männchen von der lappländischen Schabe (Ectobia lapponica *L.*).
	4. Mit dem Kieferfuss.	1. Tausendfüssler (Lithobius).
	B. Beide Fühlhörner werden auf einmal in den Mund gesteckt.	1. Aaskäfer (Silpha) (manchmal).
	C. Während des Putzens wird das Fühlhorn von dem gleichsinnigen Vorderbein:	
	1. unterstützt.	1. Totengräber. 2. Dickschenkelkäfer (Oedemera). 3. Aaskäfer (Silpha) (meistens). 4. Bockkäfer (Leptura armata).
	2. losgelassen.	Alle übrigen untersuchten Arten.
Reinigen der Vorderbeine, falls dieselben als Putzorgane dienen:	1. Beide Vorderbeine werden aneinander gerieben.	1. Viele Wanzenarten (manchmal). 2. Fliegenarten. 3. Hummel. 4. Pappelblattkäfer (Lina populi).

Tabelle 6 (Fortsetzung).

2. Das Vorderbein wird an dem gleichsinnigen Mittelbein gerieben.	1. Kleinzirpe (Triecphora). 2. Viele Wanzenarten (manchmal). 3. Honigbiene. 4. Sandläufer. 5. Laufkäfer. 6. Rüsselkäfer. 7. Viele Bockkäferarten (manchmal).
3. Beide Vorderbeine werden gleichzeitig an den gleichsinnigen Mittelbeinen gerieben.	1. Haselnusswickler (Apoderus coryli).
4. Das Vorderbein wird mit den Mundwerkzeugen geputzt.	1. Landjungfer (Hemerobius). 2. Libellenarten. 3. Papierwespe. 4. Ameisenarten. 5. Moderkäfer (Staphylinus). 6. Plateumaris-Sp. 7. Bienenwolf (Trichodes). 8. Viele Bockkäferarten (manchmal).

Tabelle 7.

I. Die Fühler und das Putzorgan (Vorderbeine) werden mit den Beinen geputzt.	1. Sandläufer (Cincindella). 2. Laufkäfer (Carabus). 3. Laufkäfer (Ophonus). 4. Rüsselkäferarten. 5. Pappelblattkäfer (Lina populi).
II. Die Fühler werden mit den Vorderbeinen, das Putzorgan (Vorderbeine) mit den Mundwerkzeugen geputzt.	1. Moderkäfer (Staphylinus). 2. Plateumaris-Sp. 3. Bienenwolf (Trichodes apiarius). 4. Ameisenarten.
III. Die Fühler werden mit den Mundwerkzeugen, die Vorderbeine, die die Fühler in den Mund stecken, mit den Beinen geputzt.	1. Als eine der vielen anderen Kombinationen beim roten Schmalbock (Leptura rubra).
IV. Die Fühler und die Vorderbeine, die die Fühler in den Mund stecken, werden mit den Mundwerkzeugen geputzt.	1. Mistlieb (Philonthus). 2. Weichkäfer (Cantharis fusca). 3. Dickschenkelkäfer (Oedemera).

Wie schon oben angedeutet ist, werden die Fühlhörner in der mechanisch einfachsten Weise geputzt. Diese Behauptung findet in der folgenden allgemeinen Gesetzmässigkeit ihre Bedeutung:

Lange Fühler werden im grossen und ganzen bei den Arten mit kauenden Mundwerkzeugen mit den Vorderbeinen geputzt. Bei den Arten mit nicht kauenden Mundwerkzeugen werden ebenso kurze wie auch lange Fühler mit den Vorderbeinen geputzt.

Diese Gesetzmässigkeit gilt selbstverständlich nicht für alle Fälle.

Es gibt Arten mit kauenden Mundwerkzeugen, die ihre relativ langen Fühlhörner mit den Beinen putzen, und zwar:

1. wenn die kauenden Mundwerkzeuge klein ausgebildet sind (Rüsselkäfer; Chrysomelidae);
2. wenn die Fühler recht steif und wenig biegsam sind, (einige Bockkäferarten).

Aber auch die relativ kurzen Fühlhörner können mit den Mundwerkzeugen geputzt werden, und zwar in den folgenden Fällen:

1. wenn die Fühler am Ende Anschwellungen haben (knopfförmige, stark keulenförmige) (Totengräber, Bienenwolf);
2. wenn die Beine recht kurz ausgebildet sind (Tausendfüssler [Lithobius]).

Alle diese Tatsachen berechtigen zu der schon im Anfange dieses Kapitels ausgesprochenen Ansicht, dass beim Putzen der Sinnesorgane alle denkbaren und mechanisch am einfachsten ausführbaren Fälle verwirklicht sind.

Diese Feststellung entbehrt, wie es mir scheint, nicht einer allgemeinen theoretischen Bedeutung[1]).

Als weiteres Ergebnis der Untersuchung über den Mechanismus des Putzens muss betont werden, dass der Putzvorgang nicht bei allen Insektenarten mechanisch vollendet und stets konstant verlaufend ausgebildet zu werden scheint. Diese Behauptung lässt sich durch folgende Tatsachen unterstützen:

1. Vielen Insektenarten gelingt es, erst nach einigen misslungenen Versuchen die Fühlhörner mit den Putzorganen zu fassen. (Rüsselkäferarten, Pappelblattkäfer [Lina populi]).

---

1) Hier möchte ich bloss auf eine Schlussfolgerung die Aufmerksamkeit lenken. Eine von altersher eifrig diskutierte Frage ist, ob die Naturkräfte nach einer vorgefassten Leitidee oder vielmehr automatisch auf dem Wege des Überwindens des geringsten Widerstandes, sozusagen nach der Methode des Versuchs und Irrtums arbeiten? Sollte diese letztere Annahme Berechtigung haben, so müssten nach der Wahrscheinlichkeitstheorie bei der Lösung eines Problems alle als möglich denkbaren und mechanisch am einfachsten ausführbaren Fälle in allen Vervollkommnungsstufen realisiert sein.

Bei der Analyse des Putzvorganges der Insekten findet man aber in der Tat diese Voraussetzung verwirklicht.

2. Der Putzvorgang scheint bei den gleichen Individuen einer Art nicht immer in der gleichen Weise zu verlaufen, und zwar scheint es, dass, je lebhafter ein Käfer reagiert, desto konstanter der Putzvorgang verläuft. Einerseits reagieren zum Beispiel Sandläufer, Ameisenarten, Schabenarten, Wespen, Bienen, Moderkäfer usw. prompt und konstant. Andererseits putzt zum Beispiel Blattkäfer (Galleruca) manchmal das Fühlhorn mit dem Tarsus, manchmal zwischen Femur und Tibia. Ab und zu scheint der Käfer sich dabei mit dem gleichsinnigen Mittelbein zu helfen. Er kann aber auch beide Fühlhörner auf einmal derart mit den gleichsinnigen Vorderbeinen putzen, dass er die beiden Fühlhörner, je zwischen gleichsinnigen Femur und Tibia des Vorderbeines festklemmt, die Beine wieder auf die Unterlage setzt und das Fühlhorn durch Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtungen zieht.

Oder zum Beispiel wischt der rote Schmalbock (Leptura rubra) das Fühlhorn entweder mit dem gleichsinnigen Vorderbein ab, oder aber er putzt das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen. Das Vorderbein (Putzorgan) reinigt er entweder mit dem gleichsinnigen Mittelbein oder mit den Mundwerkzeugen.

Zum Schlusse mögen bezüglich des Putzreflexes noch die Familien-, Art-, sexuelle und individuelle Unterschiede besprochen werden.

Um mit den Familienunterschieden zu beginnen, konnte ich feststellen, dass innerhalb einer Insektenordnung der Putzmechanismus bei nahe verwandten Familien nicht gleich ausgebildet zu sein braucht.

So putzen zum Beispiel Wespen, Bienen, Hummeln und Ameisen die Fühlhörner mit den gleichsinnigen Vorderbeinen, während das Putzorgan (Vorderbein) von den Papierwespen und Ameisen mit den Mundwerkzeugen, von den Bienen mit dem gleichsinnigen Mittelbein und von den Hummeln durch Aneinanderreiben beider Vorderbeine geputzt wird.

Aber nicht nur einzelne Familien, sondern selbst ganz nahe verwandte Arten können grosse Unterschiede im Putzmechanismus der Fühler aufweisen. Alle von mir untersuchten Schaben putzen die Fühlhörner mit den Mundwerkzeugen. Dabei jedoch steckt die Küchenschabe das Fühlhorn in den Mund mit dem gegenüberliegenden Vorderbein, das Männchen von der lappländischen Schabe mit dem Kiefertaster. Die Heuschrecke Chrysochraon

dispar putzt die Fühler mit den Vorderbeinen, die Heuschrecken Platycleis brachyptera *L.* und Odontura punctatissima mit den Mundwerkzeugen.

Der Moderkäfer (Staphylinus caesareus) putzt die Fühlhörner mit dem Vorderbein, der Mistlieb (Philonthus Sp.) mit den Mundwerkzeugen. Die Bockkäfer Saperda populnea und Agapanthia cardui putzen die Fühler entweder mit dem gleichsinnigen Vorderbein oder zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen. Das Putzorgan (Vorderbein) wischen sie am gleichsinnigen Mittelbein ab. Die Bockkäfer der Leptura-Art putzen die Fühlhörner entweder mit dem gleichsinnigen Vorderbein oder aber mit den Mundwerkzeugen. Das Vorderbein putzen Leptura rubra und L. melanura entweder mit den Mundwerkzeugen oder mit den gleichsinnigen Mittelbein, Leptura armata mit den Mundwerkzeugen.

Wenn einerseits, wie wir soeben gesehen haben, nahe verwandte Arten der gleichen Familie Unterschiede im Putzmechanismus aufweisen können, so können andererseits die Arten, die weit voneinander entfernten Insektenordnungen angehören, einen gleichen Putzvorgang zeigen. So putzt zum Beispiel eine Landjungferart (Hemerobius) und der goldstreifige Moderkäfer (Staphylinus caesareus) ein Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen; das Putzorgan (Vorderbeine) reinigen beide Arten mit den Mundwerkzeugen.

Geschlechtliche Unterschiede habe ich bei der lappländischen Schabe (Ectobia lapponica *L.*), deren beide Geschlechter die Fühlhörner mit den Mundwerkzeugen putzen, beobachtet.

Der Putzmechanismus des Männchens und des Weibchens zeigt insofern Unterschiede, als das Männchen das Fühlhorn in den Mund mit den Kiefertaster steckt, während das Weibchen das Fühlhorn mit den gleichsinnigen Vorderbeinen unter den Bauch schiebt, das Bein wieder auf den Boden setzt und schliesslich das so eingeknickte Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen ergreift (Fig. 25).

Individuelle Unterschiede im Putzmechanismus scheinen bei vielen Insektenarten zu bestehen. So zum Beispiel scheint es, dass bei den Bockkäferarten, bei denen beide Hauptformen des Putzens (mit den Beinen und mit den Mundwerkzeugen) bestehen, das eine Individuum mehr die eine Form des Putzens (zum Beispiel mit den Beinen), das andere Individuum die andere Form (zum Beispiel mit den Mundwerkzeugen) bevorzugt. Indessen habe ich

viel zu wenig Individuen einer Art untersucht, um in dieser Frage etwas mehr als eine vorläufige Vermutung aussprechen zu dürfen.

Zum Schluss möchte ich bemerken, dass alle diese Betrachtungen über den Mechanismus des Putzens bloss einer ersten Orientierung dienen sollen.

Ich habe leider von vielen Arten bloss ein oder wenige Individuen untersuchen können; indessen wäre es nötig, von jeder Art möglich viele Individuen zu beobachten.

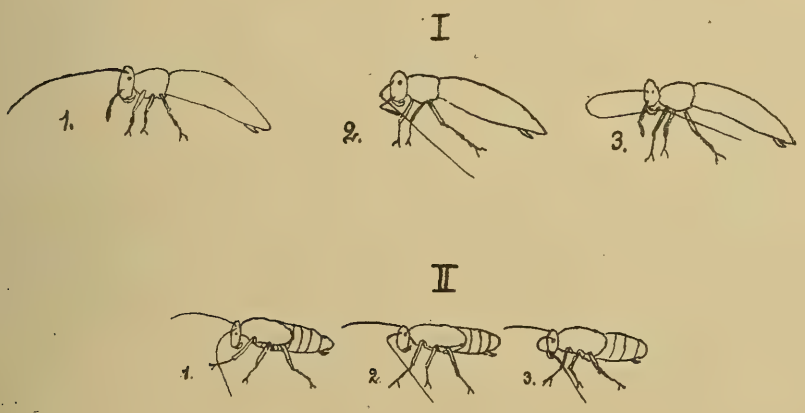


Fig. 25. Sexuelle Unterschiede im Putzmechanismus.

I. Das Männchen von der lappländischen Schabe (Ectobia lapponica *L.*) (Abb. 1) steckt das Fühlhorn in den Mund mit dem gleichsinnigen Kiefertaster (Abb. 2) und putzt dann das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen (Abb. 3).

II. Das Weibchen von der lappländischen Schabe (Ectobia lapponica *L.*) senkt das Fühlhorn nieder, dann schiebt es dasselbe mit dem gleichsinnigen Vorderbein unter die Brust (Abb. 1), setzt das Bein wieder auf den Boden (Abb. 2) und ergreift zum Schluss das so eingeknickte Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen, mit denen nun das Insekt das Fühlhorn putzt.

Wenn solche Beobachtungen ausgeführt werden könnten, so würde sich möglicherweise die Notwendigkeit herausstellen, hie und da etwas korrigieren zu müssen.

Es wäre zum Beispiel denkbar, dass die zwei Formen des Putzens, die in vielen Fällen zu beobachten sind, sich bei einigen Arten bloss als eine Form entpuppen könnten. Das Abwischen der Fühler mit dem Vorderbein (die eine Form) könnte zum Beispiel hie und da bloss ein nicht vollständig durchgeführtes Hineinstecken des Fühlers mit den gleichsinnigen Vorderbeinen in den Mund sein,

während das Putzen mit dessen Werkzeugen (die zweite Form) die eigentliche und einheitliche Form des Putzens wäre usw.

Weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten, diese und ähnliche Angaben nachzuprüfen.

c) Zur Analyse des Begriffes „Instinkt".

α) Aufeinanderfolge der Putzreflexe.

Es wäre irrtümlich, den Putzvorgang lediglich auf das Putzen des betreffenden Sinnesorganes beschränken zu wollen.

Denn ein vollständiger Putzvorgang besteht aus einigen einzelnen Putzreflexen, und zwar ausser dem eigentlichen Putzreflex aus dem Einnehmen der Putzstellung und aus dem Reinigen derjenigen Körperteile, mit denen die Sinnesorgane geputzt werden sollen.

Dabei kann als Regel folgendes gelten:

Die Aufeinanderfolge, in der die Putzreflexe auftreten, ist derartig, dass zunächst die Putzstellung eingenommen und derjenige Körperteil, mit dem die Sinnesorgane gereinigt werden sollen, abgewischt wird, und dann erst werden die Sinnesorgane selbst geputzt [1]). Nach dem Putzen der Sinnesorgane werden meistens die Putzwerkzeuge wiederum abgewischt.

So zum Beispiel reiben die Fliegenarten zunächst die Vorderbeine aneinander und erst nachher die Augen (Fig. 26 I). Der Laufkäfer reibt zunächst das Vorderbein am gleichsinnigen Mittelbein, und dann erst putzt er das gleichsinnige Fühlhorn mit dem Vorderbein. Landjungfer Hemerobius putzt zunächst die Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen, und erst nachher wischt das Insekt das eine Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen ab. Dieselbe Reihenfolge zeigt der goldstreifige Moderkäfer (Staphylinus caesareus). Der Pappelblattkäfer reibt zunächst die Vorderbeine (Tibia) an-

1) Diese Aufeinanderfolge lässt sich bloss nach dem Erwachen aus der Narkose, nach der Luftzufuhr im Vakuum usw., überhaupt bei Anwendung von schwachen Reizen beobachten; öfters habe ich auch die gleiche Aufeinanderfolge in der freien Natur bei dem spontanen Augenputzen der Fliegenarten beobachtet. Hingegen kommt diese Aufeinanderfolge bei der unmittelbaren Applikation starker Reizungen zum Beispiel nach dem Beschmieren der Fühlhörner mit Formalinlösung, meistens nicht zum Ausdruck, denn in diesem Falle wird das gereizte Fühlhorn, wenigstens bei den reaktionstüchtigen Arten, sofort hastig geputzt, ohne zunächst das Reinigen des Putzorganes zu bewirken.

einander; dann wischt er das eine Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen ab usw.

Die Insekten, die ihre Fühler mit den Mundwerkzeugen putzen, führen zunächst eine kauende Bewegung aus, und dann erst stecken sie das Fühlhorn in den Mund. (Lithobius, Heuschrecke Platycleis brachyptera, Totengräber, die Bockkäferarten usw.)

Öfters putzen auch die Insekten zunächst das Vorderbein, mit dem sie das Fühlhorn in den Mund hineinstecken sollen (zum Beispiel Weichkäfer, Cantharis fusca, [Fig. 26 II], Heuschrecke Platycleis brachyptera *L.*, die Bockkäferarten usw.).

Das Einnehmen der Putzstellung als erster Akt in dem Putzmechanismus lässt sich, zum Beispiel bei den Wanzenarten[1]) (vgl. Fig. 23 I), Küchenschaben, dem grünen Schildkäfer (Cassida virida) usw., schön beobachten.

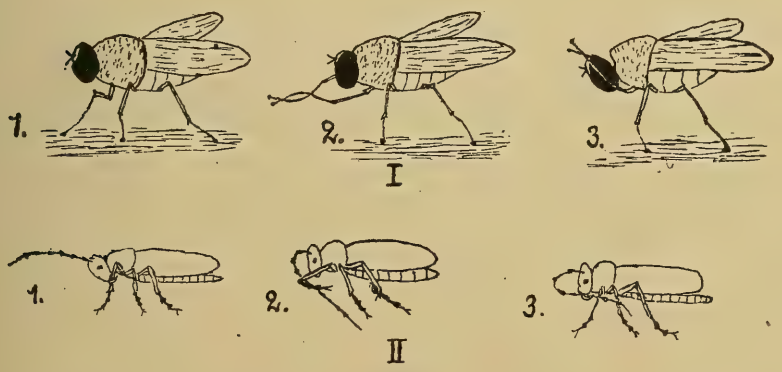


Fig. 26.

Die einzelnen Putzreflexe, aus denen sich der Putzinstinkt zusammensetzt:

I. Aufeinanderfolge der Putzreflexe bei den Fliegenarten. Abb. 1: Ruhestellung. Abb. 2: Aneinanderreiben der Vorderbeine. Abb. 3: Putzen der Augen mit den Vorderbeinen.

II. Aufeinanderfolge der Putzreflexe bei einem Weichkäfer (Cantharis fusca), Abb. 1: Kauende Mundbewegungen und Putzen der Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen. Abb. 2: Hineinstecken des Fühlhornes in den Mund mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Abb. 3: Putzen des Fühlhornes mit den Mundwerkzeugen.

Wenn wir nun den ganzen vollständigen Putzvorgang mit dem alten, meistens nichtssagenden Worte „Instinkt“ benennen wollen,

1) Vom ästhetischen Standpunkte aus betrachtet, sind die Putzstellung und die Putzbewegung der Wanzen die schönsten, die ich je bei einem Insekt gesehen habe.

so haben wir ein klassisches Beispiel vor uns, an dem sich der Unterschied zwischen den Begriffen „Reflex“ und „Instinkt“ erklären lässt.

Wie erinnerlich, hat Spencer die bis heute gültige Definition des Instinktes eingeführt. Der Instinkt soll nach seiner Meinung nichts anderes als „zusammengesetzter Reflex“ oder, wie wir heute sagen, „eine Kette von Reflexen“ sein.

Der Putzinstinkt ist eine solche Kette von Reflexen par excellence. Derselbe lässt sich ohne Mühe in seine Bestandteile, d. h. einzelne Reflexe (Einnehmen der Putzstellung + Reinigen des Putzorganes + Putzen der Sinnesorgane + [öfters] Reinigen des Putzorganes), von denen jeder vorhergehende meistens den nächstfolgenden auslöst, zerlegen.

Ob auch diese Reflexe sich hervorrufen lassen, wenn man ein für das Zustandekommen derselben obligatorisches Organ ausser Funktion setzt, darüber sollten Amputationsversuche Aufschluss verschaffen.

β) Amputationsversuche.

Die Versuche und Beobachtungen wurden an Wanzenarten, Küchenschaben, Ameisen und einer Bockkäferart gemacht.

Der Ausgangspunkt für die Amputationsversuche war die Beobachtung, die ich an einer Baumwanze (Palomena prasina *L.*), gemacht habe.

Diese Wanze hatte das linke Fühlhorn abgebrochen; der Fühlerstumpf bestand bloss aus zwei Gliedern. Dessenungeachtet führte die Wanze nach dem Erwachen aus der Äthernarkose die normalen Putzbewegungen mit den Vorderbeinen aus, als ob sie zunächst das linke fehlende Fühlhorn putzen möchte; indessen erreichten die Vorderbeine nicht das Ende des abgebrochenen Fühlhornes. Daraufhin putzte die Wanze das normale rechte Fühlhorn (Fig. 27 I Abb. 1 und 2).

Die Amputationsversuche habe ich an Baumwanzen (Palomena prasina *L.*) und an Saumwanzen (Syromastes marginatus) mit Erfolg ausgeführt.

Bei den beiden Wanzenarten wurden die Fühlhörner knapp am Ansatz amputiert, und daraufhin wurden die Wanzen mit Äther narkotisiert. Nach dem Erwachen aus der Narkose taten die

Wanzen so, als ob sie die fehlenden Fühlhörner putzen möchten, d. h. die Insekten nahmen die Putzstellung ein und führten mit den beiden Vorderbeinen normale Putzbewegungen aus (Fig. 27 I Abb. 3).

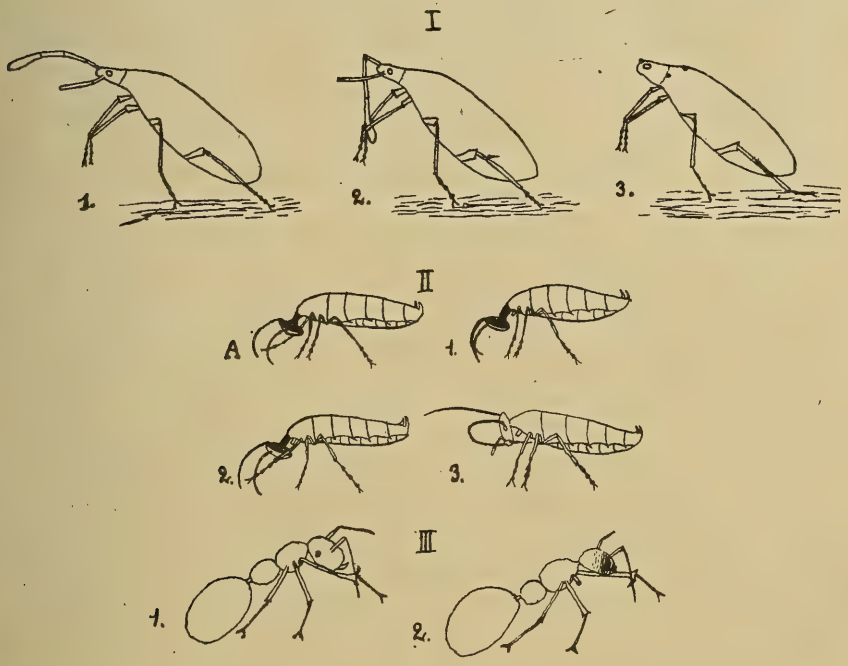


Fig. 27. Amputationsversuche.

I. Eine Baumwanze (Palomena prasina) mit dem verkürzten, abgebrochenen linken Fühlhorn tut, als ob sie das fehlende Fühlhorn putzte (Abb. 1); nachdem putzt die gleiche Wanze das normale rechte Fühlhorn (Abb. 2). Die Abb. 3 zeigt eine Wanze mit dem amputierten Fühlhorn, die so tut, als ob sie die fehlenden Fühlhörner putzen möchte. (Versuche wurden an Palomena prasina und Syromastes marginatus ausgeführt.)

II. Putzreflexe einer Schabe (Periplaneta orientalis) mit dem amputierten linken Vorderbein. A. Putzreflexe einer normalen Schabe (die Schabe steckt das linke Fühlhorn mit dem rechten, also dem gegenüberliegenden Vorderbein in den Mund hinein). Abb. 1: Die Schabe mit dem amputierten rechten Vorderbein dreht zunächst den Kopf ein paarmal nach unten und rechts, als ob das Tier das Fühlhorn mit dem amputierten Bein in den Mund stecken möchte, ohne mit dem linken Vorderbein mitzuhelfen. Abb. 2: Die Schabe steckt zuletzt das linke Fühlhorn mit dem linken, also dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hinein. Abb. 3: Das normale Putzen des Fühlhornes mit den Mundwerkzeugen.

III. Putzreflexe einer Ameise (Formica rufa) mit dem amputierten rechten Vorderbein. Abb. 1: Das normale Putzen des rechten Fühlhornes mit dem rechten Vorderbein. Abb. 2: Das Putzen des rechten Fühlhornes mit dem linken Vorderbein nach der Amputation des rechten Vorderbeines.

Wenn bei den Wanzen die rezeptorischen Organe amputiert worden waren, so wurden bei den Küchenschaben und den Ameisen die effektorischen Organe entfernt.

Die Küchenschaben (Periplaneta orientalis) putzen den Fühler mit den Mundwerkzeugen, nachdem die Insekten das Fühlhorn mit dem gegenüberliegenden Vorderbein in den Mund hineingesteckt haben.

Ich habe nun ein Vorderbein amputiert und die Schabe unter die Luftpumpe gesetzt (um zu sehen, wie jetzt die Schabe das dem amputierten Bein gegenüberliegenden Fühlhorn in den Mund hineinstecken wird).

Der Putzvorgang war folgender:

Nachdem zunächst einige misslungene Versuche ausgeführt worden waren, bei denen die Schabe einige Male den Vorderkörper aufrichtete, den Kopf niedersenkte und seitwärts drehte, als ob das Tier das gegenüberliegende Fühlhorn mit dem amputierten Bein in den Mund stecken wollte, ohne indessen anfangs mit dem gleichsinnigen Vorderbein mitzuhelfen, steckte zuletzt das Insekt das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund (Fig. 27 II).

Bei den roten Waldameisen (Formica rufa), die normal ein Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein[1]) putzen, wurde das rechte Vorderbein amputiert, und daraufhin wurden die Insekten mit Äther narkotisiert. Nach dem Erwachen dreht zunächst die Ameise den Kopf gegen die normale (linke) Seite, und nach vielen misslungenen Versuchen fasst es das linke Fühlhorn mit dem Putzsporn des rechten, also gegenüberliegenden Beines, mit dem sie dann das Fühlhorn durchkämmt (Fig. 27 III).

Schliesslich habe ich folgende Beobachtung bei einer Bockkäferart (Leptura melanura) gemacht.

Einem Individuum dieser Art wurde bei dem Transport das rechte Fühlhorn und die linken Tibia und Tarsus abgebrochen. Der aus der Äthernarkose erwachte Käfer bemühte sich vergeblich, einerseits das fehlende rechte Fühlhorn mit dem vorhandenen gleichsinnigen Vorderbein und andererseits das vorhandene linke Fühlhorn mit dem fehlenden gleichsinnigen Vorderbein in den Mund zu stecken.

---

1) Siehe die Abbildung des Kammapparates der Ameisen bei Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten Fig. 28. 1913.

Die Amputationsversuche berechtigen zur Feststellung der allgemeinen Tatsache, dass, wenn die inneren Bedingungen vorhanden sind, das Tier die Putzreflexe ausführen kann (muss?), selbst wenn eines der beiden, entweder die rezeptorischen, den Reflex normal bewirkenden Sinnesorgane oder die normalen Effektoren[1]) fehlen.

Was die Ergebnisse der Amputationsversuche speziell in bezug auf die effektorischen Organe betrifft, so kann man im allgemeinen behaupten, dass dank der Organisation der Effektoren es dem Organismus möglich ist, jeden Reflex auf verschiedene Arten, d. h. mit Hilfe verschiedener Effektoren auszuführen.

Wenn die normalen Effektoren ausser Funktion gesetzt sind, kann ein anderer Effektor bzw. eine andere Effektorengruppe dieselben vikarierend vertreten, d. h. der Reflex wird auf eine andere (nicht herkömmliche!) Art ausgeführt (vgl. auch das Verhalten des Pflüger'schen Frosches[2]).

Die Weiterführung derartiger Amputationsversuche dürfte, wie ich glauben möchte, vieles Interessantes an den Tag bringen.

d) Anhang.

Anhangsweise möchte ich eine systematisch geordnete Liste der untersuchten Arten hinzufügen.

Dabei halte ich es für meine angenehme Pflicht, den Herren Kustos Handlirsch und Dr. Holdhaus aus dem k. k. naturhistorischen Hofmuseum meinen besten Dank für das Bestimmen der Insekten auszusprechen.

In der Liste bedeuten: Ä.-N. = Äthernarkose, V. = Vakuum, ch.-m. R. = chemisch-mechanische Reizung.

---

1) Auch „das Böckchen, das Stierkalb stösst, ehe ihm Hörner gewachsen sind". (M. Perty, Über das Seelenleben der Tiere S. 87. 1865.)

2) E. Pflüger, Die sensorischen Funktionen des Rückenmarkes S. 124 bis 126. 1853. — E. Pflüger, Über den Sitz der Seele. Allgem. Monatsschr. f. Wissensch. u. Lit. 1854 S. 243. — Auch der Preyer'sche „Fundamentalversuch" an Seesternen wäre hier zu erwähnen. Zitiert nach Baglioni, Physiologie des Nervensystems in Handl. d. vergl. Physiol., hrsg. v. Winterstein, Bd. 4 S. 163—164.

Liste der Insekten.

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
	1. Assel (eine Oniscide)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt die Fühlhörner mit den gleichsinnigen Beinen des Vorderpaares.	
	2. Julus-Sp.	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
	3. Lithobius-Sp.	Ä.-N.	Fühlhörner	1. Zunächst die kauenden Bewegungen mit den Mundwerkzeugen; 2. dann erst senkt sich das Fühlhorn aktiv und wird mit dem gleichsinnigen Kieferfuss erfasst; 3. schliesslich wird das Fühlhorn in den Mund gesteckt und mit den Mundwerkzeugen geputzt.	
	4. Spinnenarten	Ä.-N., ch.-m. R.	0	Auf das Stechen in die Augengegend erfolgte das Abwischen der gereizten Stelle gleichzeitig mit den beiden Kiefertastern.	
Netzflügler (Neuroptera)	5. Florfliege (Chrysopa-Sp.)	V., Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt Rüssel, Augen (?) und Fühlhörner gleichzeitig mit den beiden Vorderbeinen.	
	6. Landjungfer (Hemerobius-Sp.)	Ä.-N.	Fühlhörner	1. Putzt zunächst gleichzeitig beide Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen; 2. wischt dann das eine Fühlhorn gleichzeitig mit den beiden Vorderbeinen ab.	Mit den Mundwerkzeugen.

	7. Skorpionfliege (Panorpa montana)	Ä.-N., V., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Wischt das eine Fühlhorn gleichzeitig mit den beiden gleichsinnigen Vorderbeinen ab.	
	8. Köcherfliege (Limnophilus-Sp.)	V., ch.-m. R.	0		
Geradflügler (Orthoptera)	9. Afterfrühlingsfliege (eine Perlide)	V., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Wischt gleichzeitig die beiden Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Bein ab; dabei scheint es, dass das Insekt die Fühler putzt, indem die letzteren je mit dem gleichsinnigen Vorderbein gegen die Unterlage gedrückt werden und dann durch das Heben des Kopfes an den Putzvorrichtungen durchgezogen werden.	
	10. Eintagsfliege (Ephemera-Sp.)	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
	11. Der gemeine Plattbauch (Libellula depressa)	V., ch.-m. R.		Ch.-m. R: Putzen die Augen gleichzeitig je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	Putzt abwechselnd bald das eine, bald das andere Vorderbein mit den Mundwerkzeugen.
	12. Seejungfer (Agrion-Sp.)				
	13. Küchenschabe (Periplaneta orientalis)	V.	Fühlhörner	1. Aufrichten des Vorderkörpers; 2. Niedersenken des Kopfes (von vorne oben und rechts nach unten hinten und links, wenn das rechte Fühlhorn geputzt werden soll, bzw. von vorne oben und links nach unten hinten und rechts, wenn das linke Fühlhorn geputzt werden soll); 3. Hineinstecken eines Fühlhornes mit dem gegenüberliegenden Vorderbein in den Mund; 4. Putzen des Fühlhornes mit den Mundwerkzeugen.	

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Geradflügler (Orthoptera)	14a. Lappländ. Schabe (Ectobia lapponica *L.*) ♂	Ä.-N.	Fühlhörner	Steckt das Fühlhorn in den Mund mit dem gleichsinnigen Kiefertaster hinein und putzt dann das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen.	Reinigt das Putzorgan (Kiefertaster) mit den Mundwerkzeugen.
	14b. Lappländ. Schabe (Ectobia lapponica *L.*) ♀	Ä.-N.	Fühlhörner	Senkt das Fühlhorn nieder, dann schiebt sie dasselbe mit dem gleichsinnigen Vorderbein unter die Brust, setzt das Bein wieder auf den Boden und ergreift zum Schluss das so eingeknickte Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen, mit denen sie nun das Fühlhorn putzt.	
	15. Heuschrecke (Chrysochraon dispar)	V.	Augen, Fühlhörner	Mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	
	16. Heuschrecke (Platycleis brachyptera *L.*)	V.	Fühlhörner, Augen	Zunächst führt sie die kauenden Bewegungen mit dem Mund aus, dann putzt sie das Vorderbein mit den Mundwerkzeugen, und schliesslich steckt sie das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hinein, mit dessen Werkzeugen das Fühlhorn geputzt wird. — Das Auge wischt sie mit dem gleichsinnigen Vorderbein ab.	Mit den Mundwerkzeugen.
	17. Heuschrecke (Odontura punctatissima)				
	18. Der gemeine Ohrwurm (Forficula auricularia)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt abwechselnd die Fühlhörner mit den Mundwerkzeugen, nachdem das Insekt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hineingesteckt hat.	Die Vorderbeine putzt der Wurm mit den Mundwerkzeugen.

Schnabelkerfe (Rhynchota)	19. Kleinzirpe (Triecphora-Sp.)	Ä.-N.	Augen	Putzt das Auge mit dem gleichsinnigen Vorderbein (Tibia).	Das Putzorgan (Vorderbein) wird gereinigt, indem das Insekt das Vorderbein an dem gleichsinnigen Mittelbein reibt.
	20. Singzirpe (Cicadetta montana)	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
	21. Wanze (Eurydema-Sp.)	Ä.-N.	Fühlhörner, Rüssel	1. Aufrichten des Vorderkörpers; 2. Niedersenken eines Fühlhornes; 3. Abwischen des niedergesenkten Fühlhornes auf einmal mit den beiden Vorderbeinen.	Das Putzorgan (Vorderbeine) wird gereinigt, indem die Insekten entweder die Vorderbeine aneinander reiben oder aber das eine Vorderbein an dem gleichsinnigen Mittelbein abwischen.
	22. Wasserläufer (Gerris-Sp.)	Ä.-N., ch.-m. R.			
	23. Borstenwanze (Myris-Sp.)	Ä.-N.			
	24. Grüne Baumwanze (Palomena prasina *L.*)	V., Ä.-N.			
	25. Saumwanze (Syromastes marginatus)				
	26. Wanze (Picromerus bidens)				
	27. Spitzling (Aelia-Sp.)				
	28. Blindwanze (eine Capside)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt die Fühlhörner entweder wie die Wanzen Nr. 21 bis inkl. 27, oder aber kann auch auf einmal die beiden Fühlhörner mit den beiden Vorderbeinen abwischen.	Das Putzorgan (Vorderbein) wird gereinigt mit dem gleichsinnigen Mittelbein.
	29. Rotbeinige Baumwanze (Tropicoris rufipes *L.*)	V., Ä.-N.	Fühlhörner, Rüssel	Wischt das eine Fühlhorn mit bloss einem gleichsinnigen Vorderbein (Unterteil von Tibia) ab.	
	30. Ritterwanze (Lygaeus saxatilis)	Ä.-N.	Rüssel, Fühlhörner	Der Rüssel wird mit den beiden Vorderbeinen auf einmal abgewischt.	Die Putzorgane (Vorderbeine) werden gereinigt, indem das Insekt die Vorderbeine je am gleichsinnigen Mittelbein reibt.

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Zweiflügler (Diptera)	31. Schnake (Tipula-Sp.)	V., ch.-m. R.	0		
	32. Andere Arten von Schnaken	V., Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Wischen möglicherweise den Kopf (Augen?) mit dem medialen Teil von beiden Femur des Vorderpaares ab.	
	33. Goldfliege (Lucilla-Sp.)	V., ch.-m. R.	Augen	1. Aneinanderreiben der Vorderbeine. 2. Abwischen der Augen und des Kopfes auf einmal mit den Vorderbeinen.	Die Putzorgane (Vorderbeine) werden durch Aneinanderreiben gereinigt.
	34. Schmeissfliege (Caliphora-Sp.)				
	35. Fleischfliege (Sarcophaga-Sp.)				
	36. Mordfliege (Laphria-Sp.)	V., Ä.-N, ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt die Augen so wie die Fliegen Nr. 33 bis inkl. 35.	
Hautflügler (Hymenoptera)	37. Blattwespe (Tenthredo-Sp.)	V. oder Ä.-N.	Fühlhörner, Augen, Zunge	Putzt die Fühlhörner und Augen mit den gleichsinnigen Beinen.	
	38. Eine andere Art von Blatt(?)-Wespe	V. oder Ä.-N., Beobachtung im Freien	Fühlhörner, Augen (?)	Putzt entweder ein Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen oder aber ab und zu auf einmal beide Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Bein.	
	39. Papierwespe	Wechsel von Licht und Dunkelheit	Fühlhörner	Putzt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein; putzt ab und zu gleichzeitig beide Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	Das Putzorgan (Vorderbeine) wird mit den Mundwerkzeugen gereinigt.
	40. Honigbiene	Ä.-N.	Augen und Fühlhörner, Zunge	Putzt das Auge und das Fühlhorn (ungefähr gleich oft) mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	Das Putzorgan (Vorderbein) wischt die Biene am gleichsinnigen Mittelbein ab.

	41. Hummel	Ä.-N. oder V.	Fühlhörner, Augen	Putzt das Fühlhorn und das Auge mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	Das Putzorgan wird gereinigt, indem das Insekt die Vorderbeine aneinanderreibt.
	42. Rossameise (Camponotus herculeanus)	Ä.-N.	Fühlhörner	Putzt das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein; putzt öfters die Seitenteile des Kopfes (Augen?).	Mit den Mundwerkzeugen.
	43. Rote Waldameise (Formica rufa)				
Schmetterlinge (Lepidoptera)	44. Kohlweissling (Pieris brassicae)	Ä.-N.	0		
	45. Scheckenfalter (Melitaea-Sp.)	V., ch.-m. R.			
	46. Widderchen (Zygaena-Sp.)	Ä.-N., ch.-m. R.			
	47. Kleinschmetterling (Art ?)			Putzt die Augen mit den Vorderbeinen (?).	
Käfer (Coleoptera)	48. Sandläufer (Cicindela hybrida)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Wischt auf einmal beide Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Vorderbein (sehr rasche Bewegungen der Beine!).	Das Putzorgan (Vorderbein) reibt das Insekt an dem gleichsinnigen Mittelbein (sehr rasche Bewegungen!).
	49. Laufkäfer (Carabus *Scheidleri*)	Kälte-Wärme-Einwirkung, Ä.-N.	Fühlhörner	Putzt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein; ab und zu werden auch auf einmal die beiden Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Vorderbein gereinigt.	Das Putzorgan (Vorderbein) reibt der Käfer an dem gleichsinnigen Mittelbein.
	50. Laufkäferart (Ophonus pubescens *Müller*i)	Ä..N.	Fühlhörner, Augen	Gleich wie Nr. 49 (Carabus).	

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Käfer (Coleoptera)	51. Goldstreifig. Moderkäfer (Staphylinus caesareus)	V.	Fühlhörner, Auge	1. Putzen der Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen; 2. Abwischen der Fühlhörner und der Augen mit den Vorderbeinen. Das gleichsinnige Vorderbein wischt das eine Fühlhorn von oben ab; das gegenüberliegende Vorderbein unterstützt währenddessen das geputzte Fühlhorn von unten. Die Augen werden viel seltener als die Fühlhörner geputzt.	Mit den Mundwerkzeugen.
	52. Mistlieb (Philonthus-Sp.)	Ä.-N.	Fühlhörner	Putzt die Fühlhörner mit den Mundwerkzeugen, nachdem das Insekt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hineingesteckt hat. Den Kopf (und die Augen?) putzt es mit den Vorderbeinen.	Das Vorderbein wird mit den Mundwerkzeugen geputzt.
	53. Totengräber (Necrophorus-Sp.)	Ä.-N.	Fühlhörner	1. Kaubewegungen; 2. dann steckt er einen Fühlhornknopf in den Mund mit dem gleichsinnigen Vorderbein; putzt bloss den Fühlhornknopf mit den Mundwerkzeugen, gleichzeitig unterstützt das geputzte Fühlhorn von unten mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Auch putzt er den Mund und den verjüngten Fühlhornteil mit dem gleichsinnigen Vorderbein. Die Augen putzt er nicht.	

54. Aaskäfer (Silpha obscura)	V., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt die Fühlhörner mit den Mundwerkzeugen; dabei steckt er ein Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hinein, und unterstützt während des Putzens meistens das geputzte Fühlhorn von unten mit dem gleichsinnigen Bein. Manchmal steckt er die beiden Fühlhörner auf einmal in den Mund hinein je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	
55. Speckkäfer (Dermestes lardarius)	Ä.-N., ch.-m. R.	0	Bei der leisesten Reizung der Fühlhörner zieht er dieselben zurück.	
56. Der gemeine Balkenschröter (Dorcus parallelepipedus)	V., ch.-m. R.	0		
57. Waldrosskäfer (Geotrupes sylvaticus)	V., ch.-m. R.	0	Bei der Reizung der Fühlhörner zieht er dieselben zurück. — Bei dem Auftauchen des Kopfes in die schwache Formalinlösung wischt er den ganzen Kopf gleichzeitig mit den beiden Vorderbeinen ab.	
58. Rosskastanienkäfer (= Maikäfer) (Melolontha hippocastani)	V., ch.-m. R.	0	Bei der Reizung der Fühlhörner zieht er dieselben unter den Brustabschnitt zurück.	
59. Goldkäfer (= Rosenkäfer) (Cetonia aurata)	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
60. Hufscharrkäfer (Hoplia philanthus)	Ä.-N., ch.-m. R.			
61. Gebändeter Blütenscharrkäfer (Trichius fasciatus)	Ä.-N., ch.-m. R.			
62. Gartenblattfresser (= Junikäfer) (Phillopertha horticola)	V.			

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Käfer (Coleoptera)	63. Schnellkäfer-Arten (z. B. Corymbites aeneus *L.*)	V., Ä.-N., ch.-m. R.	0	Bei der Reizung des Kopfes zieht er die Fühlhörner zurück.	
	64. Greiskäfer (Dascillus cervinus)	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
	65. Johanniswürmchen (= Leuchtkäfer) (Lampyria noctiluca)	Ä.-N., ch.-m. R.	0		
	66. Der braune Heckenweichkäfer (Cantharis fusca)	V.	Fühlhörner	1. Zunächst Kaubewegungen und Putzen der Vorderbeine mit den Mundwerkzeugen; 2. nachher steckt er das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hinein, indem das Insekt das Fühlhorn zwischen Tibia und Tarsus einklemmt; 3. zum Schluss putzt er das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen.	
	67. Mehlkäfer (Tenebrio molitor)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Drückt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein gegen den Boden hin und zieht das Fühlhorn durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtung.	
	68. Plateumaris-Sp.	Ä.-N.	Fühlhörner	Wischt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein ab.	Mit den Mundwerkzeugen.
	69. Bienenwolf (Trichodes apiarius)	Ä.-N.	Fühlhörner	Wischt die beiden Fühlhörner auf einmal, entweder mit einem Vorderbein oder aber je mit dem gleichsinnigen Vorderbein. — Die Fühlhornknöpfe putzt er ausserdem mit den Mundwerkzeugen.	Mit den Mundwerkzeugen.

70. Lappenrüsselkäfer (Otiorrhynchus gemmatus) 71. Grünrüssler (Phyllobius psittacinus)	V.	Fühlhörner	Drückt das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein gegen die Unterlage hin und zieht das Fühlhorn durch die Putzvorrichtung durch die nach aufwärts und rückwärts gerichtete Kopfbewegung. — Das Fühlhorn kann der Käfer nicht gleich mit dem Bein finden und gegen die Unterlage drücken; anfangs verfehlt der Käfer das Fühlhorn und vermag erst nach ein paar Versuchen das Fühlhorn mit dem Bein zu treffen.	Das Putzorgan (Vorderbein) wird am gleichsinnigen Mittelbein abgerieben.
72. Haselnusswickler (Apoderus coryli)	Ä.-N., ch.-m. R.		Zunächst senkt das Insekt den Kopf; dann erfasst es auf einmal die beiden Fühlhörner je zwischen dem gleichsinnigen Vorderbein (zwischen Tarsus und Tibia), setzt wieder die Beine auf die Unterlage und nähert die Tarsen aneinander; schliesslich zieht es die Fühlhörner durch das Heben des Kopfes (und Strecken der Beine?) an den Oberteilen von Tibia vorbei.	Die Putzorgane (Vorderbeine) reinigt das Insekt gleichzeitig je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.
73. Der gestr. Schlichtbock (Asemum striatum)	Ä.-N., ch.-m. R.	0 (??)		
74. Pappelknotenbockkäfer (Saperda populnea)	Ä.-N.	Fühlhörner, Augen	Putzt mit dem gleichsinnigen Vorderbein die Augen und Fühlhörner; die Fühlhörner zieht er entweder zwischen Tibia und Tarsus des gleichsinnigen Vorderbeines oder aber zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen durch.	Das Putzorgan (Vorderbeine) reibt am gleichsinnigen Mittelbein.
75. Blütenbockkäfer (Agapanthia cardui)	V., ch.-m. R.		1. Zunächst reibt der Käfer die gleichsinnigen Beine des Vorder- und Mittelpaares aneinander; 2. dann zieht er das Fühlhorn zwischen den gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeinen (Tibien) durch.	Die Putzorgane (Vorder- und Mittelbeine) werden gereinigt, indem er die gleichsinnigen Vorder- und Mittelbeine aneinanderreibt.

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Käfer (Coleoptera)	76. Der rote Schmalbock (Leptura rubra)	Ä.-N.	Fühlhörner, Augen (?)	1. Zunächst putzt der Käfer das Vorderbein mit den Mundwerkzeugen, ab und zu wischt er den Kopf ab; hier und da reibt er das Vorderbein am gleichsinnigen Mittelbein; 2. dann wischt er entweder das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein ab oder aber steckt das Fühlhorn (und zwar dessen freies Ende) mit dem gleichsinnigen Vorderbein in den Mund hinein, mit dessen Werkzeugen er dann das Fühlhorn putzt.	Entweder mit den Mundwerkzeugen oder mit dem gleichsinnigen Mittelbein.
	77. Bockkäfer (Leptura armata)	Ä.-N.	Fühlhörner, Augen (?)	Putzt das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein, indem er das Fühlhorn mit Tibia abwischt. Das lange Fühlhorn wird dabei mehr oder weniger bogenförmig geknifft. — Öfters aber putzt er auch das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen, nachdem er das Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein hineingesteckt hat; während des Putzens unterstützt er das geputzte Fühlhorn von unten mit dem nämlichen Bein.	Das Vorderbein wird mit den Mundwerkzeugen geputzt.
	78. Bockkäfer (Leptura melanura)	Ä.-N.	Fühlhörner	So wie Nr. 77.	Das Vorderbein wird entweder mit den Mundwerkzeugen oder mit dem gleichsinnigen Mittelbein geputzt.
	79. Der gemeine Dickschenkelkäfer (Oedemera-Sp.)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt das Fühlhorn mit den Mundwerkzeugen. Das Fühlhorn steckt er in den Mund mit dem gleichsinnigen Vorderbein hinein; während des Putzens unterstützt er das Fühlhorn von unten mit dem nämlichen Bein. Ab und zu putzt er die beiden Fühlhörner auf einmal, indem er dieselben mit den Vorderbeinen abwischt.	Das Vorderbein wird mit den Mundwerkzeugen geputzt.

80. Pappelblattkäfer (Lina populi)	A.-N.	Fühlhörner	1. Zunächst reibt der Käfer die Vorderbeine (Unterteile der Tibia) aneinander; 2. dann putzt er das eine Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen, indem er das Fühlhorn mit den beiden Vorderbeinen auf einmal abwischt. — Erst nach ein paar misslungener Versuche vermag der Käfer das Fühlhorn zwischen beiden Beinen zu fassen.	Die Putzorgane (Vorderbeine) werden durch das Aneinanderreiben gereinigt.
81. Der gerandete Blattkäfer (Chrysomela marginalis)	V.	0 (??)		
82. Blattkäfer (Galleruca-Sp.)	Ä.-N.	Fühlhörner, Augen	Wischt das eine Fühlhorn und das eine Auge mit dem gleichsinnigen Vorderbein ab. Manchmal putzt er das Fühlhorn mit Tarsus, manchmal zwischen Femur und Tibia; ab und zu scheint der Käfer sich dabei mit dem gleichsinnigen Mittelbein zu helfen. Er kann aber auch beide Fühlhörner auf einmal je mit dem gleichsinnigen Vorderbein putzen. Gleichzeitig beide Fühlhörner putzt er derart, dass er die beiden Fühlhörner je zwischen dem gleichsinnigen Femur und Tibia des Vorderbeines festklemmt, die Beine wieder auf die Unterlage setzt und das Fühlhorn durch das Emporheben des Kopfes durch die Putzvorrichtungen zieht.	
83. Blattkäfer (Orina gloriosa *F.*)	Ä.-N., ch.-m. R.		Ch.-m. R.: Putzt entweder das eine Fühlhorn mit dem gleichsinnigen Vorderbein oder aber auf einmal beide Fühlhörner je mit dem gleichsinnigen Vorderbein.	

Liste der Insekten (Fortsetzung).

Ordnung	Art	Methode	Welches Sinnesorgan ist hauptsächlich geputzt worden?	Mechanismus des Putzens	Wie ist das Putzorgan gereinigt worden?
Käfer (Coleoptera)	84. Fallkäfer (Cryptocephalus-Sp.)	Ä.-N.		Zieht die Fühlhörner unter die Brust zurück.	
	85. Der grüne Schildkäfer (Cassida viridis)	Ä.-N., ch.-m. R.		1. Nach Ä.-N.: Wischt den Kopf (Mund und Augen?) gleichzeitig mit den beiden Vorderbeinen (Unterteile der Tibia) ab; dabei nimmt er eine Putzstellung ein, die an die Putzstellung der Wanzenarten erinnert. Die Fühlhörner putzt er nicht. 2. Nach ch.-m. Reizung der Fühlhörner: Putzt die Fühlhörner mit den Vorderbeinen, und zwar entweder die beiden Fühlhörner auf einmal je mit dem gleichsinnigen Vorderbein oder aber bloss das eine Fühlhorn auf einmal mit den beiden Vorderbeinen.	
	86. Der siebenpunktierte Marienkäfer (Coccinella semipunctata)	Ä.-N. oder V.	Kiefertaster, Augen	Putzt die Augen und die Kiefertaster mit dem gleichsinnigen Vorderbein (Unterteil von Tibia). — Besonders fleissig putzt er die Kiefertaster von der Innen- und Aussenseite.	

5. Die Schwankungen des Geotropismus bei dem Laubfrosch.

Die vorliegende Untersuchung bezweckte festzustellen, ob eine Abhängigkeit zwischen den Vorzeichen der tropistischen Bewegungen und den Schwankungen im barometrischen Druck besteht.

Es fehlte bisher an einer derartigen Untersuchung, die nach einer exakten Methode ausgeführt worden wäre. Die in der Literatur zerstreuten Angaben über die Veränderungen der tropistischen Bewegungen in Abhängigkeit von den Schwankungen des Luftdruckes basieren sämtlich auf blosser Beobachtung.

Da ich indessen vor kurzem einen Apparat (Aktograph) beschrieben habe[1]), der es ermöglicht, den Verlauf der tropistischen Reaktionen in 24stündigen Zyklen auf graphischem Wege zu registrieren, wollte ich die gleiche Methode auf die Untersuchung der Frage über den Einfluss der barometrischen Schwankungen auf die Vorzeichen der tropistischen Bewegungen anwenden. Ich habe den Geotropismus als die zu untersuchende Reaktion erwählt; denn es gilt von alters her, dass es viele Tiere gibt, die auf die Luftdruckschwankugen besonders empfindlich sein sollen. Unter diesen Tieren gilt wiederum der Laubfrosch als der bekannteste Wetterprophet[2]). Dieses Tier schien mir deshalb für meine Zwecke das passendste Untersuchungsobjekt zu sein; dasselbe diente mir auch als Versuchstier.

Meine Versuche bestanden also im folgenden:

Mit Hilfe der schon früher beschriebenen Methode liess ich die Laubfrösche den Verlauf ihrer geotropischen Reaktionen in 24stündigen Zyklen an der Kymographiontrommel registrieren und verglich dann die Schwankungen des Geotropismus dieser Tiere mit den barometrischen Schwankungen, um feststellen zu können, ob es zwischen beiden eine Abhängigkeit gäbe.

Wie ich hier nur kurz erinnern möchte, war der Apparat zum Untersuchen der tropistischen Reaktionen unter Zugrundelegung des Prinzipes der chemischen Wage verfertigt; an dem einen Wageschenkel war der Käfig mit dem Tiere aufgeschraubt, an dem andern Schenkel war die Schreibspitze montiert. Alle Bewegungen des Tieres übertrugen sich auf die Schreibspitze, so dass ich dieselben

---

1) Vgl. meine Arbeit „Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren". Pflüger's Arch. Bd. 158 S. 343. 1914.

2) Allerdings nennt Dr. P. Krefft den Laubfrosch einen „unverlässigen Wetterpropheten". Krefft, Reptilien- und Amphibienpflege S. 126.

auf der Trommel eines Kymographions mit 24stündiger Umlaufszeit ablesen konnte[1]).

Die Eigenschaft des Apparates (des Aktographen), die mehrstaffelige Kurve zu schreiben in Abhängigkeit von der Stelle im Käfige, welche das Tier in einem bestimmten Zeitabschnitte einnimmt, liess sich auch für die Untersuchung der tropistischen Reaktionen im Verlaufe des 24stündigen Zyklus ausnützen.

Was nun speziell die Untersuchung der geotropischen Reaktion betrifft, so ist dieselbe ganz einfach: es ist bloss nötig, den Käfig unter einem Winkel, der grösser bzw. kleiner als 90° ist, zur Längsachse des Hebelschenkels zu stellen; bei den unten noch zu beschreibenden Versuchen stand die Käfigachse zur wagrechten Schenkelachse des Apparates unter dem Winkel von 120°. Bei dieser Einrichtung des Apparates bezieht sich die obere Staffel der Kurve auf den Aufenthalt des Tieres im oberen Teile des Käfigs (negativer Geotropismus), die mittlere auf den Aufenthalt in der Mitte und schliesslich die untere auf den Aufenthalt im unteren Teile (positiver Geotropismus).

Wie wir sehen, liefert uns jede Kurve zwei Reihen von Ergebnissen, und zwar erstens ermittelt sie die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden in 24stündigem Zyklus, und zweitens zeigt uns dieselbe die Schwankungen des Geotropismus in dem gleichen Zeitabschnitt.

Beide diese Reihen will ich im nachfolgenden getrennt behandeln. Zunächst möchte ich einige Bemerkungen über die Versuchsanordnung vorausschicken.

Sämtliche Versuche wurden in einem Raum bei ziemlich konstant bleibender Temperatur (± 20° C.) in den Monaten Juli und August ausgeführt. Der Versuchsraum, ein als Aquarium eingerichtetes Zimmer, gewährte auch den Fröschen einen ziemlich hohen und konstant bleibenden Grad der Feuchtigkeit; auch die Lichtverhältnisse im Laufe des Tages unterlagen keinen schroffen Intensitätsschwankungen, denn im Zimmer herrschte eine ziemlich konstante, etwas gedämpfte Beleuchtung; das direkte Sonnenlicht hatte keinen Zutritt in den Versuchsraum.

Jeder Versuch dauerte 24 Stunden. Das Tier wurde um 11 Uhr

---

1) Alle diese Apparate konstruierte für mich der Universitätsmechaniker Herr L. Castagna (Wien IX., Währingerstrasse 13a, Physiologisches Institut).

vormittags gefüttert (zwei Fliegen bzw. ein bis zwei Mehlwürmer), in den Käfig (Organtinkäfig, 30 cm lang, 8 cm breit) gesetzt und mit Wasser bespritzt; im Käfig befand sich aufrechtstehend ein Baumzweig, dessen Länge der der Käfiglänge ungefähr gleich war. Nach Verlauf von 24 Stunden wurde die Kurve abgenommen, Unrat aus dem Käfig entfernt, das Tier gefüttert, bespritzt und wiederum in den Käfig gesetzt. Jede Versuchsserie mit dem gleichen Tier wurde vom Anfang bis zum Ende ununterbrochen durchgeführt, d. h. jedes Tier, mit einer Ausnahme, war eine ganze Woche ohne Unterlass im Käfig verblieben. Vier Tiere (A, B, C und D) wurden untersucht; insofern ich das Geschlecht bestimmen konnte, waren die Frösche A, B und D Männchen, der Frosch C Weibchen; sämtliche Tiere waren ausgewachsene Exemplare. Die Tiere sind die ganze Zeit recht wohl geblieben; wenigstens zeigten sie ausnahmslos grosse Gefrässigkeit

Der Frosch A ist im Käfig vom 13. bis 25. Juli, der Frosch B vom 25. Juli bis 2. August, der Frosch C vom 2. bis 9. August und der Frosch D vom 9. bis 16. August geblieben.

Indem ich nun zu den Versuchsergebnissen übergehe, will ich zunächst die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden in 24stündigen Zyklen erörtern.

Um die Resultate übersichtlicher zu machen, trug ich gleichfalls — wie in der oben schon mehrmals zitierten Arbeit — die bei jeder Kurve beobachteten Ruhe- und Aktivitätsperioden auf einem Diagramm auf, auf dem zwei konzentrische Kreise eingetragen waren: auf dem äusseren Kreis waren die Aktivitätsperioden, auf dem inneren Kreis die Ruheperioden eingetragen. Die Kreise wurden durch radial verlaufende Linien in 24 Abschnitte geteilt, deren jeder eine Stunde bedeuten sollte. Die Stundenzahlen befanden sich über den radialen Linien eingetragen; dabei ist zu beachten, dass in sämtlichen Diagrammen die obere *12* Mittag, die untere Mitternacht bedeutet.

Um nun die Gesamtaktivität eines Tieres in einem Zyklus durch eine Zahl ausdrücken zu können, habe ich, wie früher, für jeden Versuch den Beweglichkeitsquotient $= Q$ berechnet, d. h. ich dividierte die Zahl der Stunden, während welcher das Tier in Bewegung war ($= a$), durch die Zahl der Ruhestunden in je einem 24stündigen Zyklus ($= 24 - a$), so dass $Q = \frac{a}{24 - a}$, und umgekehrt $a = \frac{24\,Q}{1 + Q}$ gleich war.

Die Arten der Kurven, welche die Versuche an den Laubfröschen zeigten, waren folgende:

1. Eine gerade Linie, deren Verlauf auf gleichem Niveau blieb; diese Linie entsprach dem Zustande der Ruhe bzw. des Schlafes (Fig. 28 *A B*). Die Perioden der Ruhe entsprechen bei dem Laubfrosch durchwegs nicht den Schlafperioden. Beide lassen sich durch die Beobachtung der Körperstellungen des Tieres gut und sicher auseinanderhalten[1]);
2. eine Linie mit schwachen Zacken; diese Linie entsprach dem Zustande einer geringen Beweglichkeit, d. h. das Tier bewegte sich nur wenig, ohne eine bestimmte Stelle im Käfig bzw. ein bestimmtes Niveau in demselben zu verlassen (Fig. 28 *B C*);
3. eine Linie mit starken Zacken; diese Linie entsprach dem Zustande der lebhaften Beweglichkeit, d. h. das Tier führte die ausgiebigen Bewegungen entlang den Längswänden des Käfigs aus, mit anderen Worten, das Tier schritt den ganzen Käfig von oben nach unten und dann von unten wiederum nach oben usf. durch (Fig. 28 *C D*).

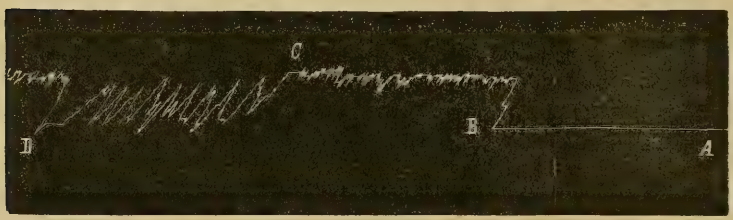


Fig. 28. Kurvenarten von Laubfröschen. *A B*: Ruhe; *B C*: geringe Beweglichkeit mit Exkursionen in bloss einem Teil des Käfigs; *C D*: erhöhte Beweglichkeit mit Exkursionen entlang der ganzen Käfigslängswand. Frosch B. Aufgenommen am 31. August 1915 zwischen 1/48—1/29 Uhr abends.

Die Perioden einer geringen und lebhaften Beweglichkeit waren meistens miteinander eng verflochten, bzw. es kam als Ausdruck für die individuellen (geschlechtlichen?) Schwankungen bloss die geringe Beweglichkeit zur Beobachtung, so dass ich in den Diagrammen (Aktogrammen) als zweckmässig erachtete, beide Arten der Beweglichkeit nicht voneinander zu trennen und beide auf den gleichen (äusseren) Kreis einzutragen. Der Laubfrosch, als ein an seine Umgebung ausgezeichnet angepasstes Tier, ist ein Ruhetier: er bewegt

1) Vgl. hierzu die Abhandlung „Körperstellungen als Ausdruck innerer Zustände der Tiere".

sich nur wenig und bleibt meistens regungslos sitzen. Diese Eigenschaft hat ihren Ausdruck in dem geringen Wert für Q (Beweglichkeitsquotient) gefunden. (Vgl. unten die Tabelle 5.) Dieser Wert war für die Frösche A und C im Durchschnitt 0,18 gleich, d. h. die Frösche A und C bewegten sich während je 24 Stunden im Durchschnitt 3 Stunden 45 Minuten und blieben 20 Stunden 15 Minuten regungslos sitzen. Der Frosch B ergab den Beweglichkeitsquotient im Durchschnitt gleich 0,48, d. h. der Frosch B bewegte sich während je 24 Stunden im Durchschnitt ca. 8 Stunden und blieb 16 Stunden regungslos sitzen.

Schliesslich zeigte der Frosch D besonders geringen Beweglichkeitsquotient, und zwar $Q = 0{,}05$; d. h. der Frosch D bewegte sich während je 24 Stunden im Durchschnitt ungefähr 1 Stunde und blieb 23 Stunden regungslos sitzen.

Den höchsten beobachteten Wert für den Beweglichkeitsquotient ($Q = 2{,}00$) ergab der Frosch B am 31. Juli bis 1. August. (Vgl. Tab. 5.) Das Tier bewegte sich während dieses 24stündigen Zyklus 16 Stunden; dabei zeigte das Tier keine merkliche Veränderung im sonstigen Verhalten, blieb sehr gefrässig. Auch nachher, während der noch einige Wochen währenden Beobachtung, blieb es, insofern sich dies beurteilen lässt, gänzlich wohl. Es zeichnete sich bloss durch bedeutende Gefrässigkeit aus. Den geringsten Wert für den Beweglichkeitsquotient ($Q = 0{,}01$) lieferte der Frosch C zweimal (am 4.—5. und 8.—9. August) und der Frosch D einmal (am 12. bis 13. August). Diese Tiere bewegten sich während der diesbezüglichen 24stündigen Zyklen bloss 15 Minuten und verbrachten den Rest im regungslosen Sitzen.

Um nun eine Vorstellung über die allgemeine Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei den Laubfröschen zu geben, möchte ich auf die Fig. 29 Abb. A, B und C hinweisen. In dieser Figur gebe ich nämlich die Diagramme, die die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden veranschaulichen sollen. Ich habe diese Diagramme so erwählt, dass das Diagramm A die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei dem geringsten beobachteten Beweglichkeitsquotient ($Q = 0{,}01$), das Diagramm C dagegen bei dem grössten beobachteten Beweglichkeitsquotient ($Q = 2{,}00$) zeigen soll. Das Diagramm B, das sich auf einen Fall mit dem durchschnittlichen Beweglichkeitsquotient ($Q = 0{,}17$) bezieht, dürfte wohl als besonders charakteristisch angesehen werden (Fig. 29).

Zwecks der Vermittlung der Häufigkeit der Aktivität im 24stündigen Zyklus habe ich weiters alle jene Fälle zusammengezählt, in denen ein Tier sich in Bewegung befand; ich verfuhr

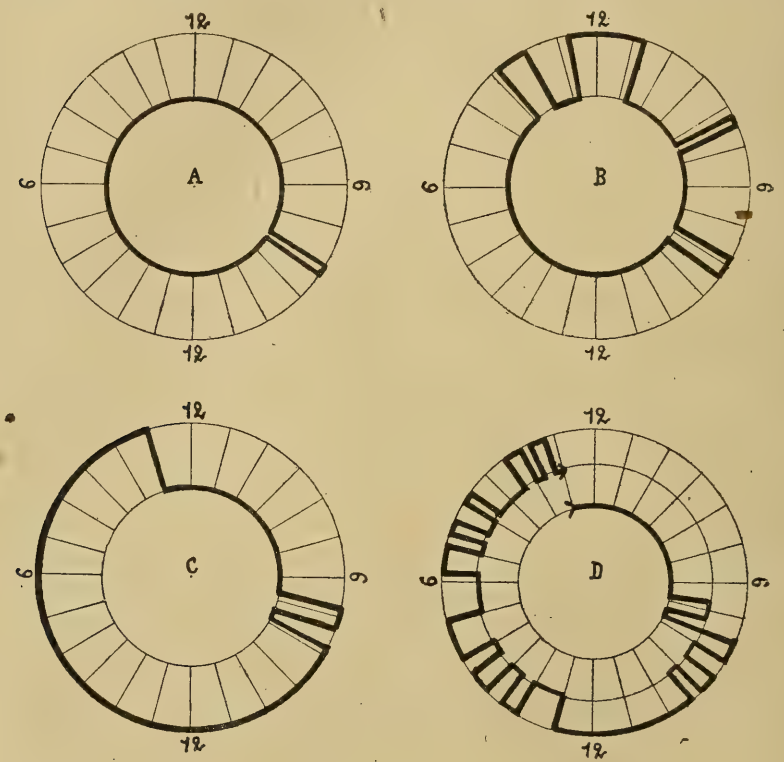


Fig. 29. Aktographische und geotrope Kurven von Laubfröschen. Abb. A bis inkl. C: Kurven der Aktivitäts- und Ruheperioden (aktographische Kurven); Abb. D: geotrope Kurve. In den Abbildungen A bis inkl. C sind auf dem inneren Kreis die Ruheperioden, auf dem äusseren Kreis die Aktivitätsperioden eingetragen. In Abbildung D sind auf dem inneren Kreis die Perioden des negativen Geotropismus, auf dem äusseren die Perioden des positiven und auf dem mittleren die Perioden des wechselnden Geotropismus aufgetragen; die Pfeile zeigen den Anfang und das Ende des Versuches an. In sämtlichen Abbildungen bedeutet die obere *12* Mittag, die untere *12* Mitternacht. Abb. A bezieht sich auf den Frosch D, der niedrigste der beobachteten Beweglichkeitsquotienten ($Q = 0{,}01$); Abb. B bezieht sich auf den Frosch A, der mittlere der beobachteten Beweglichkeitsquotienten ($Q = 0{,}17$); Abb. C bezieht sich auf den Frosch B, der höchste der beobachteten Beweglichkeitsquotienten ($Q = 2{,}00$); Abb. D bezieht sich auf den Frosch B. (A am 12.—13. August 1915, B am 25.—26. Juli, C und D am 31. Juli bis 1. August aufgenommen.)

dabei derart, dass ich jeden Fall, in dem ein Tier sich wenigstens eine Viertelstunde bewegte, in der entsprechenden Rubrik der nächstfolgenden Tabelle eingetragen habe. Da ich, wie oben schon bemerkt, für jeden Versuch ein dem obigen ähnliches Diagramm auf-

Tabelle 4.

Frosch	Datum 1915	Nachmittag						Abend						Morgen						Vormittag					
		12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
A	13.-14. Juli	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
	14.-15. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	15.-16. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	16.-17. „	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	17.-18. „	1	—	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	19.-20. „	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
	20.-21. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	21.-22. „	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	22.-23. „	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	1	1	1
	23.-24. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	24.-25. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	1
	25.-26. „	1	1	—	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
B	26.-27. Juli	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
	27.-28. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	28.-29. „	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1
	29.-30. „	—	1	1	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	30.-31. „	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	31. Juli b. 1. Aug.	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—
	1.-2. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
C	2.-3. Aug.	1	1	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	3.-4. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—
	4.-5. „	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—
	5.-6. „	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	6.-7. „	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	7.-8. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8.-9. „	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
D	10.-11. Aug.	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	1
	11.-12. „	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
	12.-13. „	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	13.-14. „	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
	14.-15. „	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
	15.-16. „	1	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—
Insgesamt		14	8	4	3	1	0	1	12	18	12	8	8	5	6	3	5	5	2	4	3	4	7	7	10

gezeichnet habe, kostete dies Verfahren keine grosse Mühe. (Vgl. zum Beispiel die oben gegebenen Diagramme und die entsprechenden Rubriken in der Tabelle 5.) Nachdem ich schliesslich die Gesamtzahl der in jeder Rubrik eingetragenen Fälle gefunden habe, konnte ich ermitteln, zwischen welchen Stunden sich die Tiere besonders häufig in Bewegung befanden. Die Resultate habe ich in der auf S. 93 abgedruckten Tabelle 4 zusammengefasst.

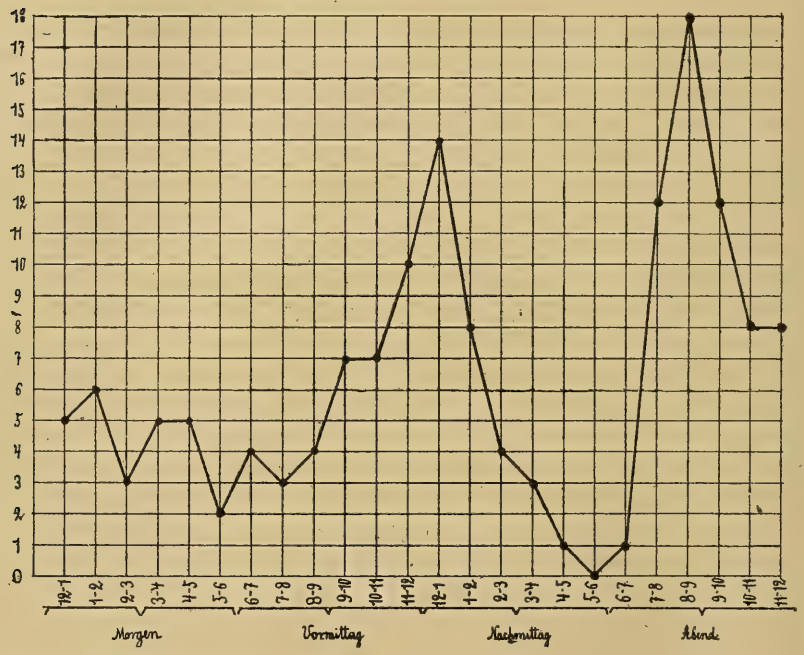


Fig. 30. Häufigkeitskurve der Aktivität bei Laubfröschen. (Auf der Abszisse sind die Tagesstunden, auf der Ordinate die Zahl der beobachteten Fälle eingetragen.)

Auf Grund der in der Tabelle 4 gewonnenen Resultate habe ich die Häufigkeitskurve der Aktivität bei den Laubfröschen aufgezeichnet (Fig. 30).

Die Tabelle und die Kurve zeigen, dass sich zwei Hauptaktivitätsperioden mit den Gipfeln zwischen 12 und 1 Uhr nachmittags und 8 und 9 Uhr abends und zwei Hauptruheperioden mit den Gipfeln zwischen 5 und 6 Uhr nachmittags und 5 bis 6 Uhr morgens beobachten lassen.

Wenn wir die geringe Verspätung im Auftreten der ersten Aktivitätsperiode ausser acht lassen, so stimmen unsere experimentell

gewonnenen Resultate mit den diesbezüglichen Beobachtungen überein, die Mojsisovics von Mojsvár in der freien Natur gemacht hat.

Denn der letztgenannte Forscher hat ebenfalls zwei Aktivitätsperioden beim Laubfrosch beobachtet, wie dies sich aus seiner folgenden Beschreibung schliessen lässt:

„Am auffälligsten ist das massenhafte Auftreten der jungen Laubfrösche im Monat August und auch früher. Wenn man des Abends und Morgens vom Tau befeuchtete Blössen . . . begeht, so wird man lebhaft an eine Wiese mit Heuschrecken erinnert, die ohne Rücksicht die Beine der Lustwandelnden umhüpfen und durch ihr lebhaftes Getriebe die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Der Unterschied ist nur darin gegeben, dass die in unglaublichen Massen hüpfenden und springenden Tierchen — Laubfrösche sind. . . . .

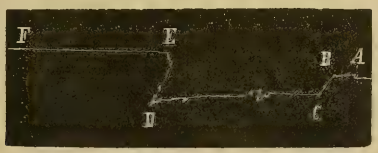


Fig. 31. Die Wirkung des Apparates. *AB*: Der Frosch befand sich in der Mitte des Käfigs; *CD*: der Frosch befand sich unten im Käfig; *EF*: der Frosch befand sich oben im Käfig. (Der Frosch A am 19. Juli 1915 zwischen 11—11½ Uhr vormittags aufgenommen.)

Diese Anhäufung währt des Morgens einige Stunden, dann verliert sich das Gros, und zur Zeit des Hochstandes der Sonne ist kein Stück mehr zu erspähen. Des Nachmittags erst werden aus dem Geäste des Jungholzes bekannte Stimmen laut, die an Zahl sich vervielfältigen, und gegen Sonnenuntergang wird das Gros wieder lebendig [1]).“

Ich gehe nun zum zweiten und hauptsächlichsten Teil meiner Untersuchung über, nämlich zum Untersuchen der geotropen Schwankungen im Verlaufe der 24stündigen Zyklen.

Diese Untersuchung ermöglichte mir die Eigenschaft des Apparates, eine mehrstaffelige Kurve zu schreiben, in der Abhängigkeit von der Stelle, welche der Frosch im Käfige einnahm. Und zwar entsprach die höchste Staffel dem Aufenthalt des Frosches oben im Käfige, die mittlere dem Aufenthalt in der Mitte und die untere Staffel dem

1) A. Mojsisovics von Mojsvár, Das Tierleben der österreichisch-ungarischen Tiefebenen 1897 S. 44.

Aufenthalt unten im Käfige. Die Fig. 31 verauschanlicht diese Wirkung des Apparates besonders klar (Fig. 31).

Eine gewisse Schwierigkeit bereitete die Frage, was eigentlich als „oben", was als „unten" zu erachten sei.

Die Lage im Käfige schien mir am richtigsten nicht absolut, sondern relativ zu bestimmen: was „oben" und was „unten" sein sollte, wurde erst durch den darauffolgenden Abschnitt bestimmt. Wenn der Frosch zum Beispiel in einem Zeitabschnitt B eine höher gelegene Stelle im Käfige als im vorhergehenden Zeitabschnitte A eingenommen hatte, so wurde die Lage im Zeitabschnitte A als

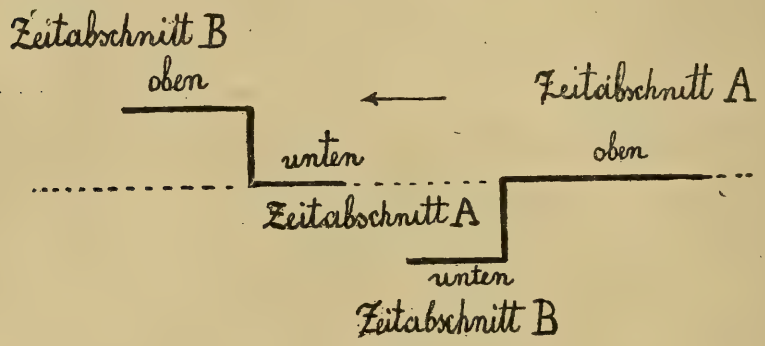


Fig. 32.

„unten", im Zeitabschnitte B als „oben" erachtet. Und umgekehrt, wenn der Frosch sich in einem Zeitabschnitt B auf eine tiefer gelegene Stelle im Käfige als im vorhergehenden Zeitabschnitte A niedergesetzt hatte, so wurde die Lage im Zeitabschnitte A als „oben", im Zeitabschnitte B als „unten" betrachtet (vgl. Fig. 32).

Durch eine derartige Lösung dieser Frage war es auch möglich, immer zu bestimmen, wie die Lage des Frosches in der Mitte des Käfigs aufzufassen wäre: in Abhängigkeit von der Lage im vorangehenden Zeitabschnitt konnte diese Frage entweder als negativer („oben") oder als positiver Geotropismus („unten") betrachtet werden, wie dies aus den Beispielen, die in der Figur 33 dargestellt sind, hervorgeht[1]) (Fig. 33).

---

1) Es wäre vielleicht genauer, bloss eine negativ geotrope (vom höchsten bis zu dem tiefsten Kurvenpunkte) und eine positiv geotrope (vom tiefsten bis zu dem höchsten Kurvenpunkte) Tendenz im 24 stündigen Zyklus zu unterscheiden.

Da ich den Ausschlag der Schreibspitze gleich ca. 1 cm gemacht hatte und nur wirklich nennenswerte Differenzen zwischen den verschiedenen Stellen berücksichtigen wollte, erachtete ich die Stelle als verändert, wenn ein diesbezüglicher Kurvenabschnitt vom darauffolgenden ungefähr um ca. 0,25 cm differierte, was einem Stellungswechsel von zirka ein Viertel der Käfighöhe (ca. 7 cm) entsprach.

Dazu ist noch zu bemerken, dass die geringeren Lageveränderungen, abgesehen von Perioden der motorischen Aktivität, fast nie zu beobachten waren.

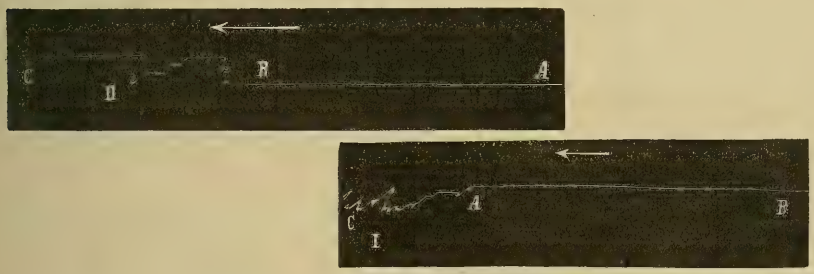


Fig. 33. In der Abbildung I wurde die Lage AB, ungefähr in der halben Höhe des Käfigs, als „oben" (positiver Geotropismus) aufgefasst; denn der Frosch nahm im darauffolgenden Zeitabschnitte die tiefer gelegene Stelle im Käfig (AC) ein. (Frosch B, aufgenommen am 27.—28. Juli 1915.) In Abbildung II wurde die Lage AB, ungefähr in der halben Höhe des Käfigs, als „unten" (negativer Geotropismus) aufgefasst; denn der Frosch nahm im darauffolgenden Zeitabschnitte die höher gelegene Stelle im Käfig (BC) ein. (Frosch A, aufgenommen am 24.—25. Juli 1915.)

Das Resultat eines jeden Versuches habe ich in Form eines Diagramms dargestellt. Die Diagramme, die den Verlauf der geotropen Schwankungen während eines 24stündigen Zyklus in der Form einer geotropen Kurve veranschaulichen sollten, wurden derart aufgezeichnet, dass auf dem äusseren der drei konzentrischen Kreise die Perioden des negativen, auf dem inneren die Perioden des positiven Geotropismus eingetragen waren. Auf dem mittleren Kreis habe ich diejenigen Perioden aufgezeichnet, während deren der Geotropismus aufgehoben wurde, d. h. der Frosch sich auf und ab bewegte. Diese Perioden entsprachen den Hauptperioden der Aktivität (eine gegen Mittag, eine gegen Abend, siehe oben). Diese Perioden waren besonders stark ausgesprochen bei den Tieren, die einen hohen Beweglichkeitsquotienten zeigten (Frosch B und A, vgl. Tab. 9); bei dem Frosch C waren dieselben mittelmässig ausgesprochen, und bei dem Frosch D, der einen besonders niedrigen Beweglichkeitsquotienten zeigte, waren sie kaum angedeutet.

Tabelle 9.

Nummer des Frosches	Datum 1915	Q (Beweglichkeitsquotient)	Negativer Geotropismus (Stundenzahl)	Positiver Geotropismus (Stundenzahl)	Geotropisch indifferent (Stundenzahl)
A	13.—14. Juli	1,13	5,00	9,50	9,50
	14.—15. „	0,11	0,25	22,50	1,25
	15.—16. „	0,03	—	24,00	—
	16.—17. „	0,03	5,50	18,50	—
	17.—18. „	0,06	9,25	14,75	—
	19.—20. „	0,06	12,00	11,00	1,00
	20.—21. „	0,02	14,50	8,25	1,25
	21.—22. „	0,10	—	21,75	2,25
	22.—23. „	0,20	1,00	18,25	4,75
	23.—24. „	0,14	1,25	19,75	3,00
	24.—25. „	0,11	1,25	21,00	1,75
	25.—26. „	0,17	7,00	15,00	2,00
B	26.—27. Juli	0,23	19,50	1,50	3,00
	27.—28. „	0,29	9,00	9,50	5,50
	28.—29. „	0,43	6,00	13,25	4,75
	29.—30. „	0,10	18,00	3,75	2,25
	30.—31. „	0,28	11,00	8,50	4,50
	31. Juli bis 1. Aug.	2,00	9,00	8,00	7,00
	1.—2. Aug.	0,04	—	23,00	1,00
C	2.—3. Aug.	0,37	1,00	19,50	3,50
	3.—4. „	0,60	16,00	6,00	2,00
	4.—5. „	0,01	8,00	16,00	—
	5.—6. „	0,18	8,50	12,00	3,50
	6.—7. „	0,06	7,50	16,50	—
	7.—8. „	0,02	—	24,00	—
	8.—9. „	0,01	—	24,00	—
D	10.—11. Aug.	0,07	5,25	18,75	—
	11.—12. „	0,02	24,00	—	—
	12.—13. „	0,01	16,00	8,00	—
	13.—14. „	0,12	9,25	14,75	—
	14.—15. „	0,04	—	24,00	—
	15.—16. „	0,07	8,50	15,50	—
Durchschnittszahl			7,86	14,25	1,70

1) Die Stundenzahlen und sonstige Bemerkungen wurden der Einfachheit Nebel ≡, Wetterleuchten ≤.

Tabelle 9.

In der k. k. Zentralanstalt für Meteorologie (Wien, Hohe Warte) wurde registriert:

Datum	Luftdruck (Tagesmittel) mm	Temperatur (Tagesmittel) ° C.	Feuchtigkeit (Tagesmittel) ° C.	Bewölkung (Tagesmittel)	Bemerkungen[1])
13. Juli	740,8	20,7	66	4,0	⌓ ⌓
14. „	738,3	17,5	68	9,7	● ⌇
15. „	739,0	18,6	66	5,0	⌓ ∞
16. „	741,3	17,3	65	6,7	⌓ ●
17. „	739,0	21,5	70	6,0	⌓ ●
19. „	747,6	15,3	59	9,3	⌓
20. „	745,8	17,8	58	3,0	⌓ ⌓
21. „	743,3	15,9	74	8,0	⌓ ∞ ●
22. „	744,4	19,3	72	5,7	⌓ ∞ ↘
23. „	741,4	22,4	70	3,3	⌓ ∞
24. „	740,0	16,5	82	9,0	⌓ ● ⌇
25. „	738,4	16,6	78	9,0	⌓ ●
26. Juli	742,4	15,9	76	7,0	⌓ ●
27. „	743,8	19,3	73	3,7	⌓
28. „	745,2	16,6	83	7,3	≡ ⌓ ∞ ●
29. „	746,5	17,1	73	9,0	⌓ ∞ ≡
30. „	743,1	17,7	63	8,0	⌓ ∞
31. „	742,3	15,2	73	7,3	⌓ ∞ ●
1. Aug.	742,6	17,0	67	3,3	∞
2. Aug.	740,7	20,0	73	3,7	⌓ ∞
3. „	738,3	17,1	79	9,7	● ●
4. „	739,2	16,8	71	9,0	● ●
5. „	742,8	16,9	73	10,0	●
6. „	745,5	18,9	64	10,0	⌓
7. „	744,5	17,7	77	9,7	⌓ ●
8. „	744,5	16,3	88	10,0	≡ ●
10. Aug.	743,7	19,0	90	10,0	⌓ ≡ ● ⌇
11. „	744,6	18,8	88	9,3	● ⌇ ● ↘
12. „	743,9	19,8	73	5,0	⌓ ⌓
13. „	740,9	18,1	87	10,0	⌓ ● ⌇ ●
14. „	739,7	17,9	81	7,0	● ● ⌇
15. „	741,3	17,0	66	3,0	⌓ ●
	742,4	(Abweichung vom Normalstand = — 1,04)			

wegen weggelassen. — Zeichenerklärung: Regen ●, Tau ⌓, Gewitter ⌇, Dunst ∞,

In der Fig. 29 Abb. 2 gebe ich ein Beispiel einer geotropen Kurve, wobei zu bemerken ist, dass ich keinen typischen Fall gewählt habe.

Das Diagramm stellt einen Fall dar, in dem der Frosch bei ungewöhnlich grosser motorischer Aktivität (vgl. Fig. 29 Abb. *C*) auch ungewöhnlich oft wechselnde Vorzeichen des Geotropismus zeigte.

Um nun den Vergleich zwischen den geotropen Schwankungen und den Schwankungen des Luftdruckes zu ermöglichen, stellte ich die Tabelle 9 zusammen.

In dieser Tabelle habe ich einerseits den Beweglichkeitsquotient und die Gesamtzahl der Stunden, während deren ein Frosch im 24stündigen Zyklus positiven bzw. negativen Geotropismus zeigte oder aber geotrop indifferent (in den Hauptperioden der Aktivität) blieb; anderseits habe ich für die korrespondierenden Tage die meteorologischen Daten, die ich den „Monatlichen Mitteilungen der k. k. Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik" (Wien, Hohe Warte) für Juli und August 1915 entnommen hatte, eingetragen (s. die auf S. 98 und 99 abgedruckte Tabelle 9).

Um die Tabelle übersichtlicher zu machen, betrachtete ich jeden meteorologischen Faktor (Luftdruck, Feuchtigkeit, Bewölkung), dessen Werte ich sukzessive in einer absteigenden Reihe angeordnet hatte, separat in den Tabellen 10 und 11 auf S. 101 und in der Tabelle 12 auf S. 102.

Da meine Versuche hauptsächlich bezweckten, den Einfluss des Luftdruckes auf den Verlauf der geotropen Schwankungen zu untersuchen, habe ich, wie schon oben erwähnt, einen derartigen Versuchsraum erwählt, wo die Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse ziemlich konstant blieben.

Infolgedessen können die Tabellen 10 und 11, die übrigens nicht gestatten, wie zu erwarten war, etwaige Schlüsse zu ziehen, für uns weiters keinen Wert haben.

Die Tabelle 12 allein kommt in Betracht.

Diese Tabelle wie auch die Tabellen 10 und 11 wurde derart zusammengestellt, dass ich aus der grossen Tabelle 9 zunächst alle Fälle bei dem Luftdruck 738, dann 739 usw. zusammengestellt habe; daraufhin habe ich die Zahl der Fälle, in denen der negative bzw. positive Geotropismus überwog, in entsprechende Rubriken eingetragen. Zum Beispiel an 4 Versuchstagen herrschte der Luftdruck 744 (22. Juli, 7., 8. und 11. August siehe Tabelle 9), am

11. August zeigte der Frosch während der 24 Stunden negativen Geotropismus, in den übrigen drei Fällen überwog aber der positive den negativen Geotropismus; also in der Rubrik „Negativer Geotropismus“ wurde 1, und in die Rubrik „Positiver Geotropismus“ wurde 3 eingetragen usw.

Tabelle 10.

Feuchtigkeit	In wieviel Fällen hat überwogen		Beweglichkeitsquotient (Q) (Durchschnittszahl aus sämtlichen beobachteten Fällen)
	negativer Geotropismus	positiver Geotropismus	
58	1	—	0,02
59	1	—	0,06
63	1	—	0,28
64	—	1	0,06
65	—	1	0,03
66	—	3	0,61
67	—	1	0,04
68	—	1	0,11
70	—	2	0,10
71	—	1	0,01
72	—	1	0,20
73	3	3	0,49
74	—	1	0,10
76	1	—	0,23
77	—	1	0,02
78	—	1	0,17
79	1	—	0,60
81	—	1	0,04
82	—	1	0,11
83	—	1	0,43
87	—	1	0,12
88	1	1	0,015
90	—	1	0,07

Tabelle 11.

Bewölkung	In wieviel Fällen hat überwogen		Beweglichkeitsquotient (Q) (Durchschnittszahl aus sämtlichen beobachteten Fällen)
	negativer Geotropismus	positiver Geotropismus	
3	1	5	0,15
4	—	1	1,13
5	1	2	0,08
6	—	2	0,04
7	2	2	0,67
8	—	2	0,19
9	4	5	0,13
10	—	5	0,09

Aus der Tabelle ergibt sich, dass der Frosch im allgemeinen bei dem tiefen Luftdruck mehr positiv und bei dem hohen Luftdruck mehr negativ geotrop zu sein scheint, mit anderen Worten, bei tiefem Luftdruck sitzt der Frosch mehr „unten“, bei hohem Druck mehr „oben“ im Käfig.

Tabelle 12.

Luftdruck mm	In wieviel Fällen hat überwogen		Beweglichkeitsquotient (Q) (Durchschnittszahl aus sämtlichen beobachteten Fällen)
	negativer Geotropismus	positiver Geotropismus	
738	1	2	0,29
739	0	4	0,03
740	0	4	0,43
741	0	3	0,08
742	2	2	0,61
743	2	3	0,15
744	1	3	0,06
745	1	2	0,17
746	1	0	0,10
747	1	0	0,06

Dieses Ergebnis findet seine Bekräftigung in folgendem: Nimmt man eine Durchschnittszahl für die Zahl der Stunden, welche die Frösche oben im Käfig (negativ geotrop) und welche sie unten im Käfig (positiv geotrop) in 24stündigen Zyklen während sämtlicher 32 Versuchstage verbracht hatten, so ergibt sich, dass die Frösche durchschnittlich ca. 2mal länger „unten" (positiv geotrop) als „oben" (negativ geotrop) verblieben sind. (14,25 : 7,86 vgl. Tab. 9.) Der Durchschnittswert für den Luftdruck während der gleichen Zeit (vom 13. Juli bis inkl. 15. August) war 742,4; dies aber bedeutet die Abweichung vom Normalstand im Durchschnitt — 1,04 mm. Dies lässt sich vielleicht so deuten, dass das Überwiegen des positiven Geotropismus möglicherweise dem durchschnittlich — 1,04 mm unter dem Normalstand stehenden Luftdruck entsprach. Da ich jedoch nicht absolut, sondern bloss relativ das Vorzeichen des Geotropismus bestimmte, so dürfte es sich allerdings bloss um kaum nennenswerte Niveauunterschiede handeln. Es lässt sich praktisch sagen, dass der Frosch diese ganze Zeit mehr oder weniger konstant in der Mitte des Versuchskäfigs blieb, so dass von den bedeutenden geotropen Schwankungen kaum die Rede sein kann.

Es wäre übrigens nötig, umgekehrt zu untersuchen, ob auch bei dem Luftdruck über dem Normalstand der negative Geotropismus den positiven überwiegen würde. Da leider nur wenige Versuchstage in dem verregneten Sommer 1915 hohen Luftdruck aufwiesen, ist auch die Zahl meiner Versuche bei dem hohen Luftdruck zu gering, um einen definitiven Schluss ziehen zu können.

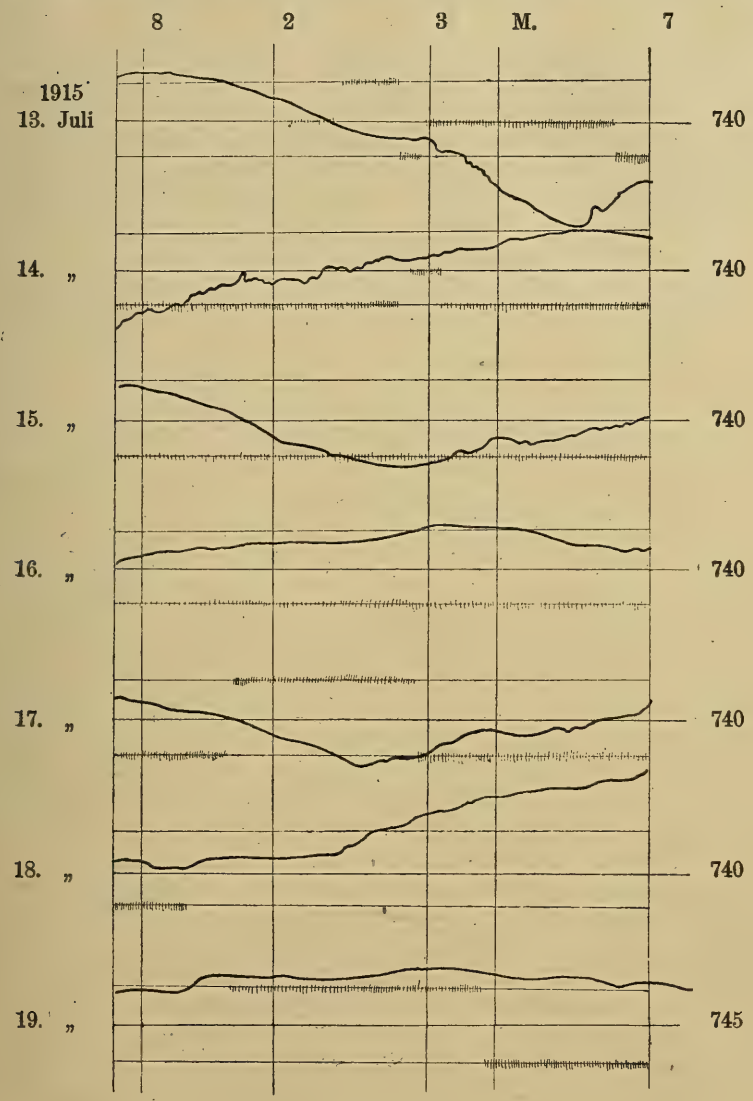


Fig. 34. Auf den Abszissen sind die Stundenzahlen, und zwar 8 Uhr vormittags, 2 und 9 Uhr nachmittags, M. Mitternacht und 7 Uhr früh eingetragen. Auf der mittleren Ordinate sind links Datum, rechts Wert in Millimetern für den Luftdruck eingetragen. Die stark ausgezogene Linie zeigt den Verlauf der barometrischen Kurve. Die parallel gestrichelte Linie zeigt den Verlauf der geotropen Kurve; dabei sind auf der mittleren Ordinate die Werte für indifferente (Hauptperiode der Aktivität), auf der unteren Ordinate die Werte für den positiven (unten im Käfig) und auf der oberen Ordinate die Werte für den negativen (oben im Käfig) Geotropismus eingetragen.

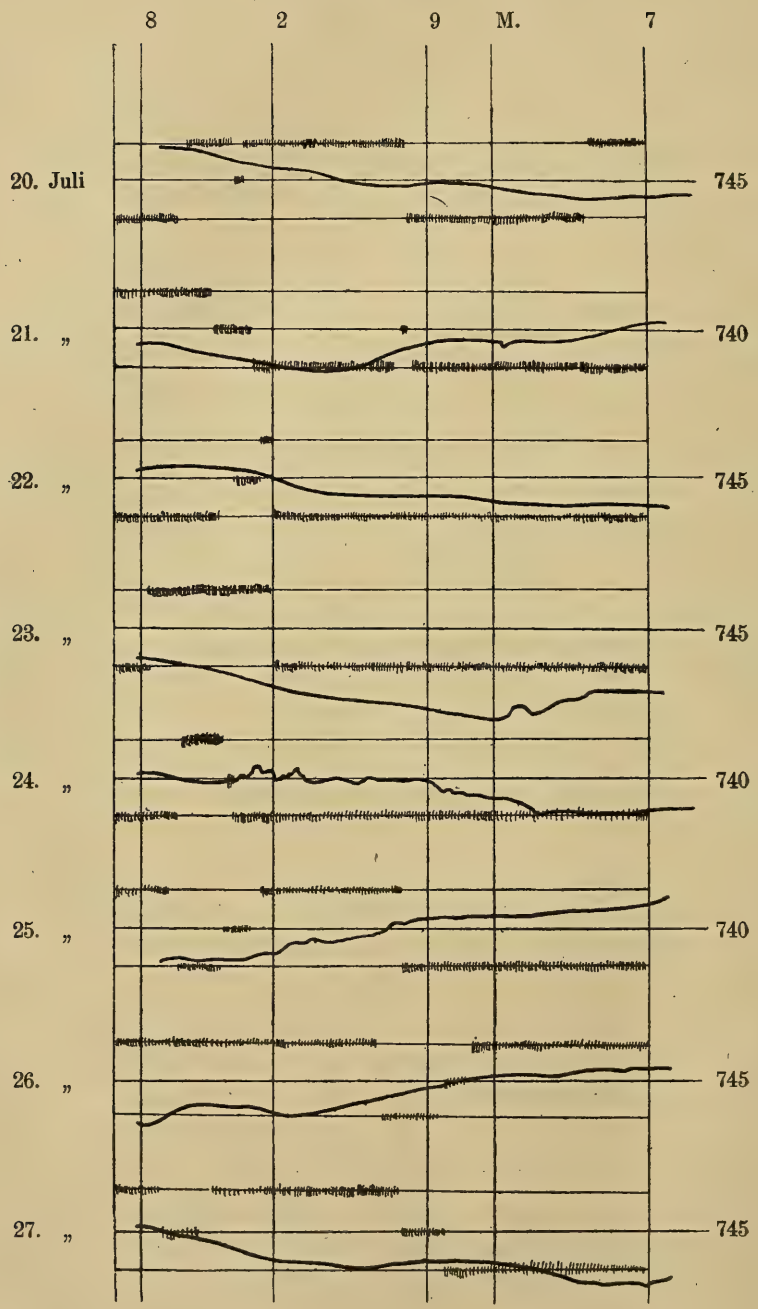


Fig. 34 (Fortsetzung).

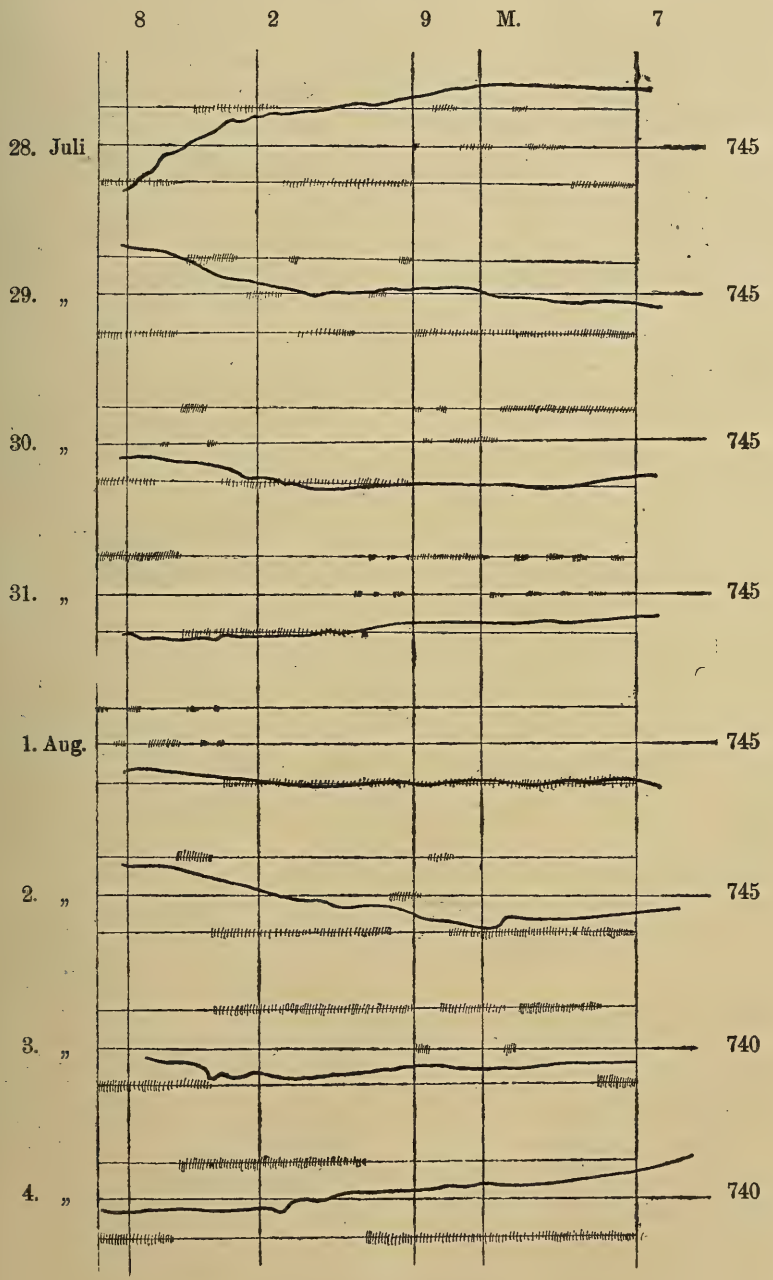


Fig. 34 (Fortsetzung).

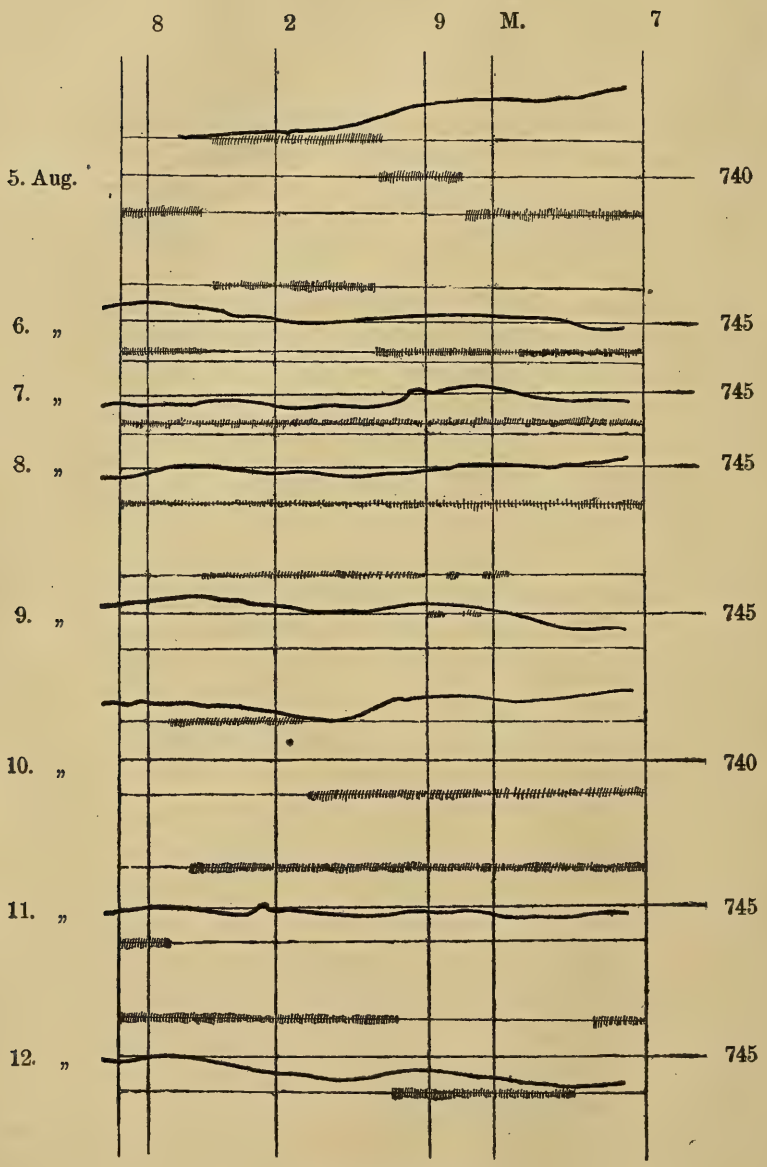


Fig. 34 (Fortsetzung).

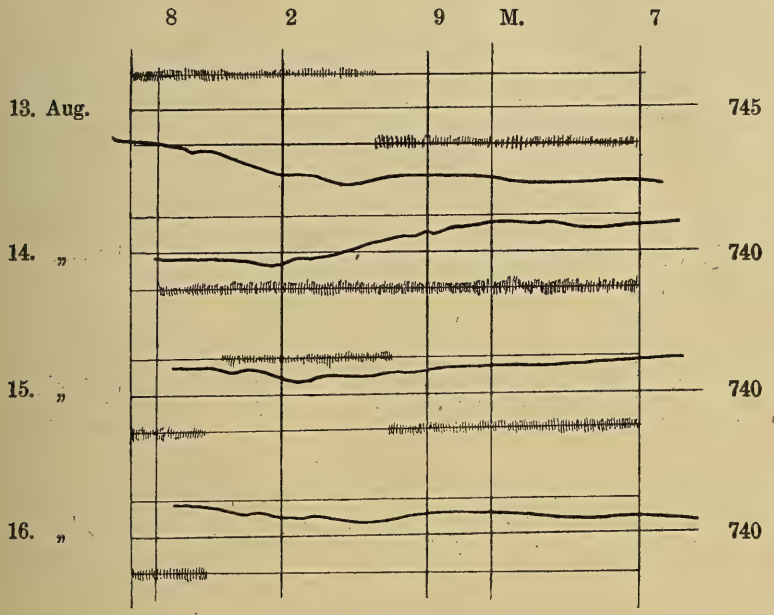


Fig. 34 (Fortsetzung).

Um weiter den eventuellen Zusammenhang zwischen dem Verlauf der barometrischen und geotropen Kurven in 24stündigen Zyklen ausfindig zu machen, habe ich für jeden Versuchstag den Verlauf einer geotropen Kurve und daneben den Verlauf der barometrischen Kurve[1]) für den gleichen Tag aufgezeichnet (Fig. 34).

Um den eventuellen Zusammenhang zwischen beiden Kurven klarzumachen, habe ich die Vorzeichen des Geotropismus bei höchstem und tiefstem Barometerstand in jedem 24stündigen Zyklus verglichen (Tab. 13).

Wie die Tabelle 13 erkennen lässt, gibt es scheinbar keinen merklichen Zusammenhang zwischen beiden Kurven. Auch eine etwaige andere Relation zwischen dem feineren Verlauf beider Kurvenarten in 24stündigen Zyklen konnte ich nicht feststellen.

Wohl aber konnte ich eine andere Abhängigkeit gewahr werden.

---

1) Ich benutze hier die Gelegenheit, um dem Herrn Dr. Wilhelm Schmidt aus der k. k. Zentralanstalt für Meteorologie und Geodynamik (Wien, Hohe Warte) meinen besten Dank für das Überlassen diesbezüglicher barometrischer Tageskurven und der „Mitteilungen“ auszusprechen.

Tabelle 13.

Datum 1915	Das Vorzeichen des Geotropismus bei dem tiefsten Barometerstand	Das Vorzeichen des Geotropismus bei dem höchsten Barometerstand	Datum 1915	Das Vorzeichen des Geotropismus bei dem tiefsten Barometerstand	Das Vorzeichen des Geotropismus bei dem höchsten Barometerstand
14. Juli	+	+	1. Aug.	+	0
15. „	+	+	2. „	+	—
16. „	+	+	3. „	—	+
17. „	—	+	4. „	+	+
18. „	+	0	5. „	—	+
19. „	0	—	6. „	+	+
20. „	+	+	7. „	+	+
21. „	+	+	8. „	+	+
22. „	+	+	9. „	0	—
23. „	+	+	10. „	0	+
24. „	+	+	11. „	—	—
25. „	+	+	12. „	+	—
26. „	—	—	13. „	+	+
27. „	+	—	14. „	+	+
28. „	+	+	15. „	—	+
29. „	+	—			
30. „	+	—			
31. „	+	0			

Wenn man nämlich vergleicht, zu welcher Tageszeit der Umschlag einer Art Geotropismus in die andere, also des negativen in den positiven bzw. umgekehrt, auftritt, oder richtiger, wann überhaupt der Frosch den Aufenthaltsort im Käfig wechselt, so lässt sich eine Regelmässigkeit nicht verkennen.

Wenn ich die Stundenzahlen zusammenstelle, in der der Umschlag der einen Art des Geotropismus in die andere sich zu vollziehen pflegt, so lässt sich im allgemeinen sagen, dass dies meistens entweder gegen die Mittagszeit oder gegen den Abend geschieht (Tab. 14).

Wir wissen aber schon, dass dies die Zeitabschnitte sind, welche sich mit den Hauptperioden der Aktivität decken; wir können also behaupten, dass der Umschlag einer Art des Geotropismus in die andere, wenn er sich überhaupt in einem 24stündigen Zyklus vollzieht, in den Hauptperioden der Aktivität stattfindet.

Es scheint also, dass der äussere Reiz über den inneren Impuls (Ruhe) nicht die Oberhand gewinnt; erst wenn die inneren Impulse (Hauptperiode der Aktivität) die Einwirkung der äusseren Reize begünstigt, würde sich der letztere geltend machen können.

Tabelle 14.

Datum 1915	Wann ist die geotrope Schwankung (die Änderung des Vorzeichens) aufgetreten?			
	Nachmittag	Abend	Morgen	Vormittag
16.—17. Juli	3—4[1])	—	—	10—11
17.—18. „	—	7—8	—	10—11[1])
19.—20. „	—	10—11	—	9—10
20.—21. „	—	8—9	3—4	9—10
22.—23. „	2—3	—	—	8—9
23.—24. „	1—2	—	—	9—10
24.—25. „	12—1	—	—	7—8
25.—26. „	1—2	8—9	—	—
26.—27. „	—	7—8	—	9—10
27.—28. „	—	8—9	—	10—11[1])
28.—29. „	2—3	9—10	4—5	10—11[1])
29.—30. „	1—2	7—8	—	10—11[1])
30.—31. „	12—1	8—9	1—2	10—11[1])
31. Juli bis 1. Aug.	—	6—7	—	10—11[1])
2.— 3. Aug.	1—2	9—11	—	—
3.— 4. „	—	8—9	5—6	10—11[1])
4.— 5. „	—	7—8	—	10—11[1])
5.— 6. „	—	7—8	—	10—11[1])
6.— 7. „	—	7—8	—	11—12[1])
10.—11. „	2—3	—	—	9—10[1])
12.—13. „	—	8—9	3—4	—
13.—14. „	—	7—8	—	9—10
15.—16. „	—	7—8	—	10—11[1])

Wenn ich nun die Ergebnisse meiner Untersuchungen kurz zusammenfasse, so möchte ich folgendes hervorheben:

1. Der Laubfrosch macht in den Monaten Juli und August in 24stündigem Zyklus zwei Perioden der Hauptaktivität, mit dem Gipfel zwischen 12—1 Uhr nachmittags und 8—9 Uhr abends, und zwei Hauptruheperioden, mit dem Gipfel zwischen 5—6 Uhr nachmittags und 5—6 Uhr morgens durch.
2. Der Laubfrosch zeigt kaum nennenswerte geotrope[2]) Schwankungen in Abhängigkeit vom barometrischen Druck.
3. Der Wechsel des Aufenthaltsortes im Käfig findet in den Hauptperioden der Aktivität statt.

1) Das Tier wurde um diese Stunde gefüttert und der Käfig gereinigt.

2) Ich habe in dieser Abhandlung stets die Ausdrücke „geotrop“ statt „geotropisch“ und „tropistisch“ statt „tropisch“ gebraucht. Diese neuen Benennungen stehen jetzt öfters in Anwendung. Übrigens ist die betreffende Nomenklatur noch nicht vereinheitlicht, so dass es möglich wäre, mit eben so gutem Recht „geotaktisch“ zu sagen, falls man einen Unterschied zwischen den Begiffen Tropismus und Taxis, wie dies öfters geschieht, machen will.

6. Die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Ringelnattern.

Bei der Beobachtung träger, nur wenig beweglicher Tiere taucht ein interessantes Problem auf. Es ist die Frage, was diese Tiere veranlasst, ihre Ruhe aufzugeben. Ist es der Hunger, der sie zum Aufsuchen der Nahrung, also zur motorischen Tätigkeit, zwingt? Oder wird vielmehr, das Auftreten der Aktivität durch innere Impulse, die mit dem Nahrungsbedürfnis nichts zu tun haben, herbeigeführt?

Dank der Methode, die ich zum Untersuchen der Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei den Tieren schon früher ausgearbeitet habe[1]), war es möglich, dieser Frage näher zu treten.

Meine Versuche, die ich an zwei Ringelnattern in den Monaten September und Oktober ausgeführt hatte, bestanden darin, dass ich die Tiere in einem Apparat (Aktograph) untersuchte, dessen Wirkung ermöglichte, alle Bewegungen der Tiere auf einem Kymographion mit 24stündiger Umlaufzeit zu registrieren[2]). Der Käfig, in dem die Tiere während der Versuche untergebracht waren, hatte die Form eines Zylinders, dessen Höhe 13 cm und dessen Durchmesser 21 cm betrug; im Käfig befand sich beständig eine kleine Aluminiumschale mit Wasser.

Der Verlauf eines jeden Versuches war folgender:

Nachdem die Tiere im Terrarium, in welchem sich auch das ihnen zusagende Futter (lebende Fische) in genügender Quantität beständig befand, einige Tage gehalten worden waren, wurden sie abwechselnd in den Aktograph gesetzt, so dass sich jedes Tier im Apparat in der Regel 3 Tage ohne Unterbrechung befand. Mit jedem Tier wurde der gleiche Versuch sechsmal wiederholt. Die Zwischenzeit verbrachte das Tier wiederum im Terrarium.

Die Versuche fanden vom 9. September bis zum 26. Oktober 1915 statt.

In dieser Zeit haben die Tiere bloss einige Male gefressen. und zwar Nr. 1 am 9. und 13. September und 14. Oktober, Nr. 2 vom 9.—13. September täglich, dann am 17., 18. und 22. September.

Es geht daraus hervor, dass das Nahrungsbedürfnis der Tiere in den Monaten September und Oktober in der Gefangenschaft nicht

1) Vgl. Pflüger's Arch. Bd. 158 S. 343. 1914.

2) Die detaillierte Beschreibung und Abbildung des Aktographen für höhere Landtiere s. oben l. c. S. 365—366; die Beschreibung des Kymographion ebenda S. 346.

allzu gross ist, und dass die Natter wochenlang keine Nahrung zu sich nimmt. Sollten also die sich periodisch im 24stündigen Zyklus wiederholenden Aktivitätsperioden beobachtet werden, so dürften sie nicht auf das Nahrungsbedürfnis der Tiere zurückgeführt werden.

Die Jahreszeit, in der ich meine Versuche angestellt habe (September bis Oktober), erlaubte mir auch, die Beobachtung über das dem Winterschlaf vorausgehende Verhalten der Ringelnatter zu machen.

Um nun an die Schilderung der Ergebnisse meiner Versuche heranzutreten, muss ich zunächst die beobachteten Kurvenarten beschreiben.

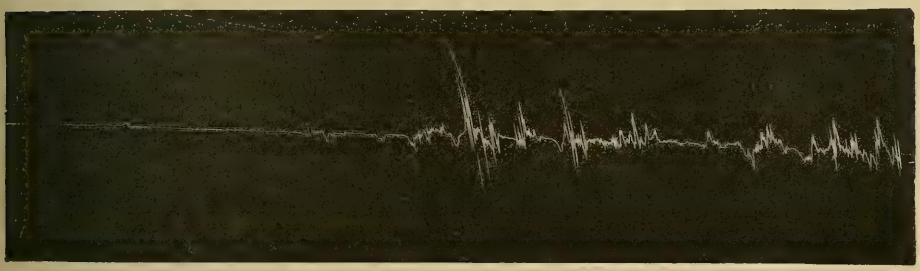


Fig. 35. Kurvenarten von Ringelnattern. Rechts: Beweglichkeit; links: Ruhe. (Ringelnatter Nr. 1: am 23. September 1915, zwischen 12 und 1/22 Uhr nachmittags aufgenommen.)

Zwei Arten der Kurven zeigte die kymographische Registrierung:

1. eine gerade Linie ohne irgendwelche Zacken; diese Linie entsprach dem Zustande der Ruhe (Fig. 35, links);
2. eine mehr oder weniger gewellte Linie, an der viele dicht nebeneinanderstehende vertikale Striche eingetragen wurden; diese Linie entsprach, wie die unmittelbare Beobachtung zeigte, dem Zustande der Beweglichkeit (Fig. 35, rechts).

Was die Bedeutung der einzelnen Zackenarten betrifft, so konnte ich feststellen, dass die geringsten von ihnen, mehr oder weniger wellenartig, sich auf die Bewegungen von einzelnen Körperteilen beziehen, ohne dass das Tier eine bestimmte Stelle im Käfig verlassen hatte. Die grösseren Zacken markieren die Bewegungen des ganzen Tieres im Käfig und seine Versuche, entlang der Wand emporzukriechen. Bei diesen Versuchen rutschte vielfach der Tierkörper plötzlich herab; dieses passive Rutschen wurde in der Form einiger besonders langer Zacken, deren ähnliche in der Mitte der Figur 35 dargestellt sind, registriert. Die täglichen Versuchsergebnisse habe ich in der Form eines Diagramms, das die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden im 24stündigen Zyklus zeigen sollte, dargestellt.

Tabelle 15.

Nr. des Tieres	Datum 1915	Nachmittag						Abend					
		12-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
1	9.-10. Sept.	1	1	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—
	10.-11. „	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
	11.-12. „	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	12.-13. „	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	17.-18. „	1	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—
	18.-19. „	1	—	1	—	1	1	1	—	—	—	—	—
	19.-20. „	—	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—
	25.-26. „	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
	26.-27. „	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
	27.-28. „	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	1.- 2. Okt.	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	2.- 3. „	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	3.- 4. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8.- 9. „	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	9.-10. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10.-11. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14.-15. „	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—
	15.-16. „	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	16.-17. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	17.-18. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	18.-19. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	19.-20. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	13.-14. Sept.	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
	14.-15. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	15.-16. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	16.-17. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	20.-21. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	21.-22. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	22.-23. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	28.-29. „	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—
	29.-30. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	30.Sept. bis 1.Okt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
	4.- 5. Okt.	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
	5.- 6. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	6.- 7. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	11.-12. „	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	12.-13. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	13.-14. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	20.-21. „	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	21.-22. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	22.-23. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	23.-24. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	24.-25. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	25.-26. „	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Insgesamt		28	28	15	12	9	5	3	—	—	1	1	—

Tabelle 15.

Morgen						Vormittag						Beweglichkeitsquotient (Q)	Bemerkungen
12–1	1–2	2–3	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8	8–9	9–10	10–11	11–12		
—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	0,23	Tp. 18° C., am 9. gefressen.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,11	
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	0,21	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,10	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,09	Am 13. gefressen.
—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	0,14	
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	0,24	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,10	Tp. 15,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	0,05	Tp. 16° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	0,06	Tp. 15,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	0,10	Tp. 15° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,06	Tp. 15° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	0,02	Tp. 14° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	0,24	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,06	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	?	Tp. 13° C., am 12. gefressen.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,04	Tp. 12° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,03	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	0,26	Vom 9.—13. täglich gefressen
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	0,09	
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	0,06	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,06	
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	0,24	Am 17. u. 18. gefressen.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	0,06	Tp. 15,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,11	Tp. 15° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	0,31	Tp. 15,5° C. am 22. gefressen.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,21	Tp. 16° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	0,09	Tp. 15,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	0,31	Tp. 12° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,05	Tp. 12° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	0,17	Tp. 12,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	0,21	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,02	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	0,18	Tp. 13° C.
—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	1	0,26	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11,5° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	0,05	Tp. 12° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	0,03	Tp. 12° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11° C.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Tp. 11° C.
—	—	—	—	1	—	—	4	13	14	8	16	—	

Die Figur 36 zeigt einige dieser Diagramme.

Ferner habe ich, wie in meinen diesbezüglichen früheren Arbeiten, für jeden Versuch den Beweglichkeitsquotienten (Q) berechnet, ich die Zahl der Stunden, während welcher das Tier in

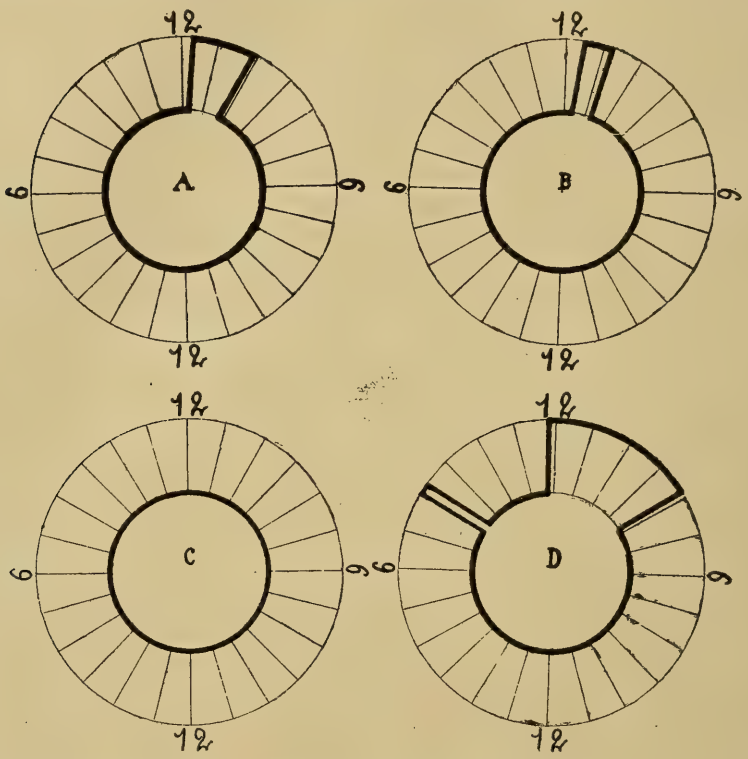


Fig. 36. Kurven der Ruhe- und Aktivitätsperioden von Ringelnattern. Auf dem inneren Kreis sind die Ruhe-, auf dem äusseren Kreis die Aktivitätsperioden eingetragen. In sämtlichen Abbildungen bedeutet die obere *12* Mittag, die untere *12* Mitternacht. Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf die Ringelnatter Nr. 1.

Diagramm A am 9.—10. Oktober 1915 $\left(Q = \frac{1{,}50}{22{,}50} = 0{,}06\right)$,

Diagramm B am 17.—18. Oktober 1915 $\left(Q = \frac{0{,}75}{23{,}25} = 0{,}03\right)$ und

Diagramm C ($Q = 0{,}00$ am 19.—20. Oktober 1915) aufgenommen.

Das Diagramm D, das als Beispiel einer besonders lebhaften Aktivität dienen soll $\left(Q = \frac{4{,}25}{14{,}75} = 0{,}21\right)$, wurde am 11.—12. Oktober 1915 aufgenommen.

Bewegung war (a) durch die Zahl der Ruhestunden in je einem 24 stündigen Zyklus ($24 - a$) dividierte, so dass $Q = \frac{a}{24 - a}$ und $a = \frac{24 \cdot Q}{1 + Q}$ war.

Dieses Verfahren gestattet die Gesamtaktivität eines Tieres in einem 24stündigen Zyklus durch eine Zahl bequem zu bestimmen.

Die Versuchsergebnisse habe ich tabellarisch dargestellt. In der auf Seite 112 und 113 abgedruckten Tabelle 15 sind zunächst die Stunden, in welchen die Tiere motorische Aktivität zeigen, mindestens eine Viertelstunde für jeden Versuch, durch die Striche angedeutet. Weiter sind die Beweglichkeitsquotienten, die Temperatur des Versuchsraumes und die Fresstage eingetragen.

Auf Grund der Tabelle konnte ich ferner die Häufigkeitskurve der Aktivität konstruieren (Fig. 37).

Die Tabelle und die Kurve lassen deutlich erkennen, dass die Ringelnattern in der Zeit vom 9. September bis 24. Oktober sich regelmässig in jedem 24stündigen Zyklus und unabhängig von der Nahrungsaufnahme eine Zeitlang bewegt haben. Denn in diesen 32 Versuchstagen haben die Tiere bloss drei- bis viermal gefressen, blieben wochenlang, ohne etwaige Nahrung zu sich zu nehmen, und nichtsdestoweniger bewegten sie sich regelmässig in den bestimmten Tagesstunden. Die Tageszeit, in der die Ringelnattern besonders häufig eine motorische Aktivität entfalten, fallen mit den ersten Nachmittagsstunden (12—2 Uhr) zusammen.

In den Vormittagsstunden und den späteren Nachmittagsstunden zeigten die Nattern schon viel seltener motorische Aktivität. Die Nacht- und Morgenstunden pflegten die Tiere regelmässig der Ruhe (Schlaf?). Die Hauptperiode der Aktivität (zwischen 12 und 2 Uhr nachmittags) fiel nicht etwa mit der höchsten Temperatur und den günstigsten Lichtverhältnissen des Versuchsraumes zusammen.

In der Zeit, in der die Versuche angestellt wurden, waren die günstigsten Licht- und Temperaturverhältnisse für diese licht- und wärmebedürftigen Tiere im Versuchsraume etwa in den Vormittagsstunden. Denn in dieser Tageszeit war der Versuchsraum, der sonst nicht geheizt wurde, durch die Sonne beleuchtet. Dessenungeachtet entfalteten die Tiere die motorische Aktivität erst etwas später, aber gerade in jenen Stunden, die in der freien Natur sich durch die höchste Temperatur und intensivste Beleuchtung auszeichnen.

Was nun den Gesamtbetrag der Aktivität betrifft, so änderte sich derselbe in der Abhängigkeit von der Jahreszeit.

Um einen richtigen Begriff von dem Quantum der Bewegung, die die nicht gereizten Tiere entfalteten, zu erlangen, musste ich

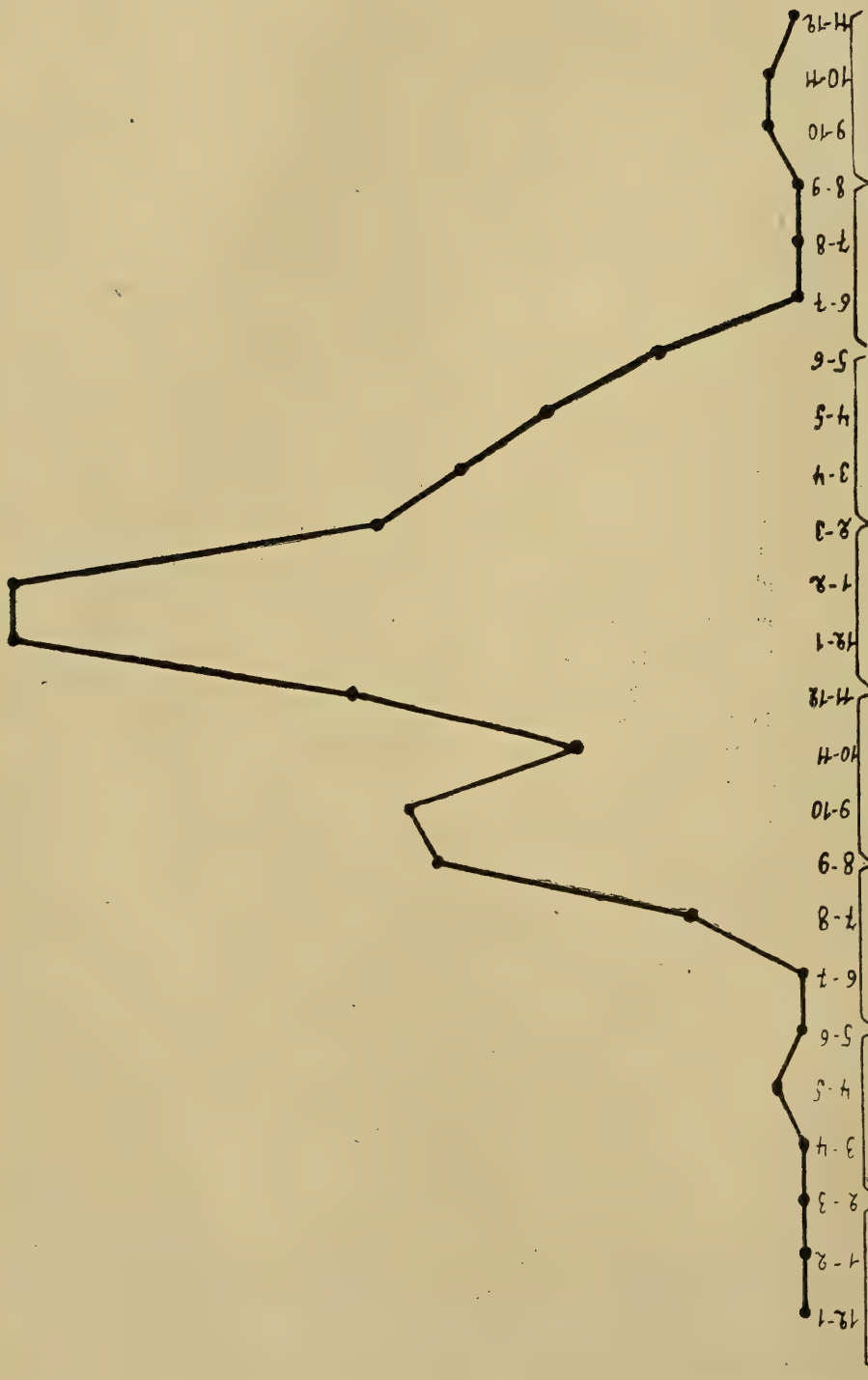


Fig. 37. Häufigkeitskurve der Aktivität bei Ringelnattern. (Auf der Abszisse sind die Nacht- und Tagesstunden, auf der Ordinate die Zahl der beobachteten Fälle eingetragen.

zunächst die ersten Tage in jeder Versuchsserie ausser acht lassen. Denn in diesen Tagen zeigten die Tiere, welche plötzlich aus ihrem Terrarium in den Käfig des Apparates gesetzt waren, selbstverständlich eine lebhafte und ungewöhnlich lang andauernde Aktivität (vgl. Fig. 36, Abb. D). Diese Tage waren bei dem Tiere Nr. 1 9., 17., 25. September und 1., 8., 14. Oktober; bei dem Tiere Nr. 2 13., 20., 28. September und 4., 11., 20. Oktober.

Wenn wir den ungewöhnlich hohen Wert für den Beweglichkeitsquotienten, der in diesen Tagen beobachtet wurde, unberücksichtigt lassen, so bewegte sich die Ringelnatter Nr. 1 vom 9. bis zum 28. Oktober durchschnittlich 2 Stunden 40 Minuten täglich, vom 1.—10. Oktober bloss 1 Stunde 15 Minuten, vom 10.—18. Oktober bloss 30 Minuten, und schliesslich vom 18.—20. Oktober blieb sie die ganze Zeit in der Ruhe.

Die Ringelnatter Nr. 2 bewegte sich im September und der ersten Hälfte im Oktober durchschnittlich 2 Stunden bzw. 2 Stunden 15 Minuten täglich, vom 21.—24. Oktober bloss ½ Stunde, und verblieb schliesslich während der zwei letzten Versuchstage (24. bis 26. Oktober) die ganze Zeit regungslos (vgl. Tab. 16).

Tabelle 16.

Nr. des Tieres	Zeitabschnitt	Q	Wieviel Stunden war das Tier durchschnittlich in Bewegung?	Temperatur in Grad C.
1	9.—28. Sept.	0,13	2h 40′	18,0—15,5
	1.—10. Okt.	0,05	1h 15′	15,0—13,0
	10.—18. „	0,02	0h 30′	13,0—11,5
	18.—20. „	—	0h 00′	11,5
2	14.—30. Sept.	0,09	2h 00′	18,0—15,5
	4.—14. Okt.	0,10	2h 15′	15,5—11,5
	21.—24. „	0,02	0h 30′	11,5—12,0
	24.—26. „	—	0h 00′	11,0

Den gleichen Schritt mit der Abkürzung der täglichen Aktivitätsperioden in der Abhängigkeit von der fortschreitenden Jahreszeit und der korrespondierenden Abnahme der Temperatur des Versuchsraumes hielt die Herabsetzung der Muskelkraft der Schlangen; dies liess sich nicht nur auf Grund der unmittelbaren Beobachtung, sondern auch durch die Abnahme der Höhe der einzelnen Ausschläge der Schreibspitze feststellen (Fig. 38).

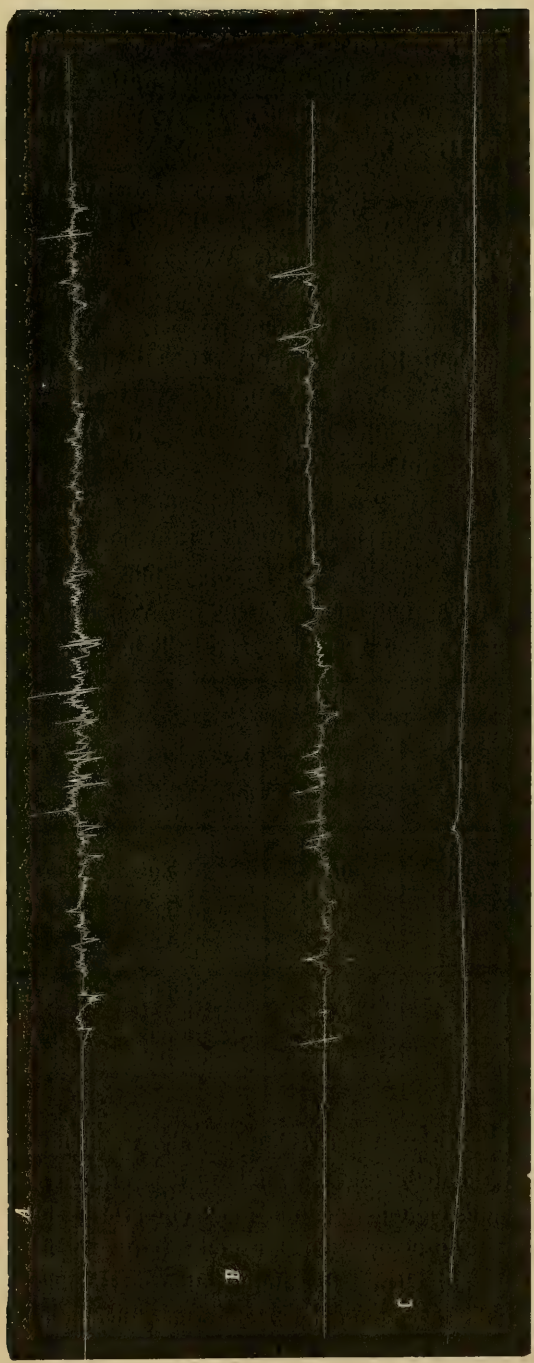


Fig. 38. Die Kurven sollen die Abnahme der Beweglichkeit und die Herabsetzung der Kraft der Ringelnatter in der der Winterruhe vorangehenden Periode demonstrieren. Die sämtlichen Kurven beziehen sich auf die Ringelnatter Nr. 2 und sind in der Hauptperiode der Aktivität (zwischen 12—2 Uhr) aufgenommen: Die Kurve *A* am 16. September 1915, die Kurve *B* am 13. Oktober 1915, die Kurve *C* am 25. Oktober 1915.

Die Kurve *C* der Fig. 38 zeigt uns noch eine erwähnenswerte Tatsache. Diese Kurve wurde am 25. Oktober, also an einem Versuchstage aufgenommen, an dem das Tier den ganzen Tag der Ruhe pflegte ($Q = 0{,}00$). Dessenungeachtet liessen sich in der Hauptperiode der Aktivität Bewegungsspuren beobachten, ein Umstand, der imstande wäre, zu zeigen, wie stark die inneren Impulse sind, die in der Hauptperiode der Aktivität die Bewegung hervorrufen.

Die gleichen Bewegungsspuren in der Form einiger kleiner Zacken in der Hauptperiode der Aktivität habe ich auf beinahe sämtlichen Kurven beobachten können, die an Versuchstagen aufgenommen worden waren, an denen das Tier den ganzen Tag der Ruhe pflegte. (Einige Tage zwischen 16.—26. Oktober.)

Wenn ich zum Schlusse die Versuchsergebnisse zusammenfasse, so möchte ich folgendes hervorheben:

1. Das Auftreten der motorischen Aktivität bei den Ringelnattern erfolgt unabhängig vom Nahrungsbedürfnis.
2. Die Ringelnattern zeigen eine grosse Regelmässigkeit in der Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden.
3. Die Hauptperiode der Aktivität fällt auf die ersten 2 Nachmittagsstunden (von 12—2 Uhr).
4. Die Gesamtaktivität während des Monates September und der Hälfte des Oktobers beträgt durchschnittlich ca. 2 Stunden täglich. Von der Mitte Oktober ab beginnt sie bei einer Zimmertemperatur von ca. 13—11 ° C. zu sinken, und von der zweiten Hälfte Oktober ab fällt dieselbe auf Null. (Bei einer Zimmertemperatur von ca. 11 ° C.)
5. Die inneren Impulse, welche die motorische Aktivität in der Hauptperiode der Aktivität hervorrufen, sind so stark, dass selbst in den Tagen, in denen die Tiere ununterbrochen der Ruhe pflegen, sich Bewegungsspuren in der Zeit zwischen 12—2 Uhr nachmittags beobachten lassen.

7. Beobachtungen über das der Nachtruhe vorangehende Verhalten der Vögel.

In einer jüngst erschienenen Arbeit[1]) ist es mir gelungen, die Ruhe- und Aktivitätsperioden bei den Kanarienvögeln während

1) Vgl. meine Arbeit „Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe- und Aktivitätsperioden bei Tieren". Pflüger's Arch. Bd. 158. 1914, insbesondere S. 368—379.

24stündiger Zyklen mit Hilfe eines eigens konstruierten Apparates (Aktographen) auf graphischem Wege genau zu analysieren. Es hat sich herausgestellt, dass die „Aktivitätsperiode eine grosse und lang dauernde Steigerung in den Morgenstunden zeigt; in den Nachmittagsstunden sinkt die Aktivität, um mit grosser Konstanz vor dem Auftreten der Nachtruhe wieder eine Steigerung zu zeigen, nach welcher der Schlaf mehr oder weniger unmittelbar eintritt".

Wahrscheinlich ist die gleiche Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden für die meisten Tagvögel charakteristisch, wie dies wenigstens folgende Verallgemeinerung Brehm's vermuten lässt: „Fast alle (Tagvögel) haben zwei Hauptzeiten zum Fressen, eine

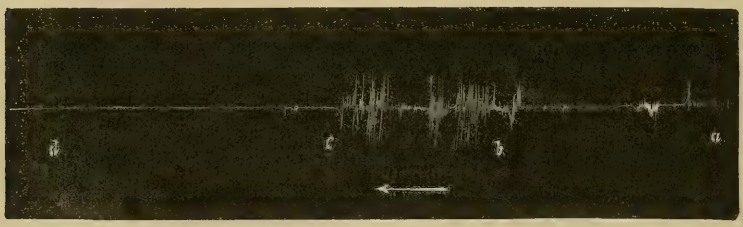


Fig. 39. Steigerung der Beweglichkeit bei Kanarienvögeln in der der Nachtruhe vorangehenden Tageszeit. *ab* = Endphase der motorischen Tätigkeit in Nachmittagsstunden. *bc* = Steigerung der Beweglichkeit in der der Nachtruhe vorangehenden Tageszeit. *cd* = Beginn der Nachtruhe. (Am 12. Januar 1916 zwischen 4 und 5 Uhr nachmittags aufgenommen.)

am Morgen, eine gegen Abend, und widmen die Mittagsstunden der Ruhe, der Reinigung des Gefieders, der Ordnung ihrer Federn [1])."

Worauf ich hier die Aufmerksamkeit lenken will, ist der Endabschnitt der zweiten Aktivitätsperiode. Nach dem Sinken der Aktivität in den Nachmittagsstunden steigt sie wieder 2—3 Stunden vor der Nachtruhe, um mit grosser Konstanz ca. 1/2 Stunde vor dem Schlaf an Intensität besonders zu gewinnen (Fig. 39) [2]).

Diese kurze Periode einer besonders lebhaften motorischen Aktivität, die der Nachtruhe unmittelbar vorangeht (Fig. 40 *bc* = ca.

---

1) Brehm, Tierleben (Vögel) Bd. 1 S. 19. 1893.

2) Diese gesteigerte Aktivität äussert sich im lebhaften Fressen, Herumfliegen im Käfig, Auf- und Niederschlagen der Flügel und im Raufen sonst ruhiger und meistens in Eintracht miteinander lebender Vögel. Dieses letztere Verhalten ist besonders bemerkenswert, denn auch andere Vögel (Spatzen usw.) pflegen wegen des ihnen zur Nachtruhe passenden Platzes miteinander zu kämpfen.

15 Minuten), beansprucht insofern ein erhöhtes Interesse, als es sich in diesem Fall scheinbar um ein interessantes Rudiment handelt.

Die wildlebenden Kanarienvögel pflegen vor dem Schlaf die mit viel Bewegungen verbundenen Vorbereitungen zur Nachtruhe zu treffen. Diese Vorbereitungen bestehen darin, dass dieselben „vor Sonnenuntergang sich gern zusammenschlagen und eine gemeinschaftliche Herberge suchen“ (Bolle)[1]).

Die gezähmten Arten, zum Beispiel die gemeinen deutschen Kanarienvögel, an denen ich meine Versuche angestellt habe, sind von solchen Sorgen nicht nur befreit, sondern durch das Züchten in Käfigen während vieler Generationen wahrscheinlich zum Leben im Freien überhaupt unfähig geworden. Dessenungeachtet ist die alte Lebensgewohnheit allem Anschein nach nicht spurlos verschwunden; sie hat sich in Form einer gesteigerten motorischen Aktivität vor dem Schlaf als das funktionslose Rudiment vererbt.

Es ist geglückt, dieses Rudiment mit Hilfe des Aktographen exakt zu demonstrieren.

Das Leben der wildlebenden Kanarienvögel kenne ich leider aus eigenen Beobachtungen nicht. Es ist mir deshalb unmöglich, Näheres über das dem Schlaf vorangehende Verhalten dieser Vögel mitzuteilen.

Wenn es jedoch zulässig wäre, aus dem Verhalten einer Tierart Schlüsse auf das Verhalten einer anderen Art der gleichen Famile zu ziehen, so könnte man vielleicht vermuten, dass die der Nachtruhe vorangehende Tätigkeit der Kanarienvögel relativ einfach sei.

Wenigstens besteht sie bei unseren Spatzen, die gleich den Kanarienvögeln zur Familie der Finken (Fringillidae)[2]) gehören, bloss in einem Sich-Sammeln am Schlafbaum. Nach vielem nicht geordneten Herumfliegen mit lautem Zwitschern finden die Vögel die ihnen zusagenden Zweige, lassen sich nieder, — und bald beruhigt sich die ganze Gesellschaft. —

Ich habe dieses Verhalten der Spatzen einige Jahre in Wintermonaten in Wien beobachten können; es finden sich nämlich in dieser Stadt an der Ringstrasse (bei dem Universitätsgebäude, gegen-

1) Zit. nach Brehm, l. c. S. 311.

2) Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., S. 856. 1905.

über der Börse, beim Stadtpark) einige Linden, die als Nachtherberge unzähliger Scharen von Spatzen dienen[1]).

Aber nicht bei allen Vogelfamilien äussert sich das der Nachtruhe vorangehende Verhalten in so einfacher Form. Es kann in ziemlich komplizierter Weise verlaufen und ein interessantes Spiel der auf die Vögel wirkenden Reize uns aufdecken.

Dass dem so ist, haben mir Beobachtungen an Dohlen[2]) gezeigt. Da sie eines gewissen Interesses nicht entbehren, möchte ich sie kurz mitteilen.

Ich habe das der Nachtruhe vorangehende Verhalten der Dohlen in einer kleinen Ortschaft, in deren Mitte sich eine grosse Kirche mit zwei hohen roten Türmen erhob, während der Monate August bis Mitte April beobachtet. Der Eisenbahndamm schnitt die Ortschaft in der süd-nördlichen Richtung durch. Ca. 1 km im Norden und im Süden wuchs Kiefernwald; im Westen und im Osten waren bebaute Äcker gelegen.

Während des Tages habe ich keine oder nur wenige Dohlen in der nächsten Umgebung der Kirche gesehen; erst um die Zeit des Sonnenunterganges änderte sich das Bild. Von Süden herankommend, erschienen die Vögel in grösseren oder kleineren Scharen in der Nähe der Kirche, indem sie sich augenscheinlich nach den Kirchtürmen als der weithin wahrnehmbaren Landmarke orientierten.

Im weiteren Verhalten konnte man zwei Fälle unterscheiden, und zwar entweder steuerten die Vögel direkt den Kirchtürmen zu, verweilten daselbst längere oder kürzere Zeit, um die unten noch zu beschreibenden Spiele zu treiben, und schliesslich setzten sie nach Sonnenuntergang ihren Flug zu der nördlich von der Ortschaft gelegenen Nachtherberge fort; oder aber es flogen die Dohlen bloss um die gewohnte Stunde an den Türmen vorüber und verschwanden, ohne sich aufzuhalten, in der Richtung der Schlafstätte.

---

1) Das gleiche Verhalten ist auch anderen Finken eigen; so berichtet zum Beispiel v. Tschudi, dass die Bergfinken (Fringilla montifringilla) „sich auf Strassen und Miststätten, vor Häusern und Ställen gesellig umhertreiben, aber zur Nachtruhe in die hohen Baumwipfel der Wälder gehen". (F. v. Tschudi, Das Tierleben der Alpenwelt, 11. Aufl., S. 85. 1890.)

2) Vgl. hierzu die Beschreibung des täglichen Lebens der Krähen bei Brehm, l. c. S. 434—435; auch über die sozialen Schlafgewohnheiten der Tiere in Doflein, Das Tier als Glied des Naturganzen S. 689—691 und 892 ff. 1914.

Es hing von den Temperaturverhältnissen und der Jahreszeit ab, welcher Fall zu beobachten war.

Es lässt sich im allgemeinen sagen, dass die Dohlen in den kalten Monaten (und kalten Tagen) bloss an den Türmen vorüberflogen; in den warmen Monaten (und warmen Tagen) versammelten sich die Vögel um die Türme herum und verweilten daselbst längere oder kürzere Zeit, um schliesslich zur Nachtruhestätte fortzufliegen[1]).

Der genauere Verlauf des Verhaltens in den warmen Monaten (und warmen Tagen) gestaltete sich folgendermaassen:

Von den im Süden der Ortschaft gelegenen Weideplätzen ca. 1—1½ Stunden vor dem Sonnenuntergang kommend, versammelten sich die Dohlen um die Türme herum, die als Landmarke dienten. Die Vögel umkreisten die Türme, dann blieben sie einige Zeit ruhig sitzen. Plötzlich erhoben sich alle auf einmal mit einem Geschrei (mit dem „gesellschaftlichen Lärm" nach Schurtz), gleichsam von inneren Impulsen getrieben, von den Türmen und schlugen die Richtung gegen Norden ein. Nachdem die Vögel eine kürzere oder längere Strecke zurückgelegt hatten, kehrten sie um, erreichten wiederum die Türme und blieben wie früher ruhig sitzen. Nach Verlauf von einigen (ca. 10—15) Minuten wiederholte sich genau das gleiche Spiel usw.

Das Spiel begann ca. 1½ Stunden vor und dauerte ungefähr bis ½ Stunde nach Sonnenuntergang.

---

1) Ähnliche Versammlungen halten auch die Stare ab, wie dies aus der folgenden Beschreibung von Homeyer hervorgeht: „Selbst während der Brutzeit versammeln sich die Männchen (der Stare) regelmässig auf einzelnen Bäumen, halten ein kurzes Abendkonzert und begeben sich dann gemeinschaftlich zu ihren Schlafplätzen." (v. Homeyer, Die Wanderungen der Vögel S. 257. 1881.) Dieses der Nachtruhe vorangehende Verhalten der Stare hatte ich selber die Gelegenheit, wiederholt zu beobachten. Vgl. auch W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt S. 123. 1902. — In diesem Zusammenhange möchte ich noch die folgende Beobachtung anführen, die sich wahrscheinlich ebenfalls auf das gleiche Verhalten bezieht. „Kurz vor Sonnenuntergang beboachteten wir hier (am Rudolph-See) täglich das plötzliche Auftreten von ungeheuren Schwärmen einer Vogelart, von der Grösse einer Turteltaube, die in ziemlicher Höhe die Luft in ungeordnetem, ziellosem Zickzackfluge durchschwirrten. Plötzlich, wie sie zu kommen pflegten, sammelten sie sich nach einiger Zeit wieder zu mehreren, wolkenähnlichen Schwärmen und verschwanden in westlicher Richtung über den See. Die ganze Erscheinung dauerte nicht länger als 20 Minuten." (L. R. v. Höhnel, Zum Rudolph-See und Stephanie-See S. 626—627. 1892.)

Dieses Verhalten stellte sozusagen eine Reihe von Versuchen zum Abflug in einer bestimmten Richtung vor [1]); es machte den Eindruck, als ob diese „Probeflüge“ aus inneren Impulsen und ohne sichtbare äussere Reize unternommen worden wären.

Schliesslich flogen die Vögel ca. $^1/_2$ Stunde nach Sonnenuntergang definitiv zu der im Norden der Ortschaft gelegenen Schlafstelle.

Die umgekehrte Wanderung von der Schlafstelle zu den Weideplätzen erfolgte, insofern ich dies feststellen konnte, in den ersten Morgenstunden bei schönem Wetter und in den Vormittagsstunden bei trübem Wetter.

Was die Fluggeschwindigkeit und Flughöhe betrifft, so sind beide von den Witterungsverhältnissen abhängig: bei klarem, ruhigem Wetter ist die Geschwindigkeit wie auch die Höhe viel bedeutender als bei trüber bzw. regnerischer Witterung. Wenn ich zum Beispiel den definitiven Abflug der Dohlen an ruhigen, klaren und warmen Abenden des Frühherbstes manchmal kaum mit blossen Augen verfolgen konnte, so flogen die Vögel bei trübem, kaltem Wetter bzw. Schneegestöber manchmal knapp über die Wipfel der mittelgrossen Kiefern in äusserst langsamem Tempo vorüber.

Wie sich die Vögel während der Brut- und Nistperiode verhalten, weiss ich nicht; falls die Vögel auf den Türmen nisten, bleiben sie wahrscheinlich daselbst auch während der Nacht.

Interessant gestaltete sich weiter das Spiel der Reize, die auf die Dohlen während der Probeflüge wirkten (Fig. 40).

Wenn die Zeit eines Probefluges nahte, so flogen die Dohlen von dem als Sammelstelle dienenden Turme in der Richtung $A\,C$ (Fig. 40) durch eine Kraft y getrieben. Diese Kraft y war die anziehende Kraft der Schlafstätte, die in der Richtung $A\,B$ lag. Nachdem die Dohlen an einer nicht weit von den Türmen gelegenen Stelle C angelangt waren, begann eine zweite Kraft x sich wirksam zu machen. Diese Kraft x war die anziehende Kraft der Türme, die als eine fest im Gedächtnis eingeprägte Sammelstelle diente.

1) Ein ähnliches Verhalten zeigen die Zugvögel vor Antreten ihrer Saisonwanderung. Wie zum Beispiel Kobelt schreibt, „dürfte das allmähliche Zusammenscharen der Vögel einer Gegend und gemeinschaftlicher Wegzug für die meisten Arten ... die Regel sein. Sie sammeln sich an nahrungsreicheren Orten, streichen eine Zeitlang umher und treten schliesslich die Hauptwanderung zusammen an“. (W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt S. 487. 1902.)

An der Stelle C befanden sich also die Dohlen unter dem Einfluss zweier in entgegengesetzter Richtung wirkender Kräfte x und y. Die Wirkung dieser Kräfte äusserte sich zunächst darin, dass die Vögel ihren Flug verlangsamten bzw. gar in der Luft schwebend stehen blieben. Daraufhin gewann bei einem Teil der Vögel die Kraft y Oberhand, so dass eine Anzahl von Vögeln ihren Flug in der Richtung CB, also in der Richtung der Schlafstelle, fortsetzte. Der andere Teil der Dohlen reagierte stärker auf die Kraft x, so dass diese Vögel einen Kreis in der Luft beschrieben und schliesslich die Türme in der Linie CD wieder erreichten.

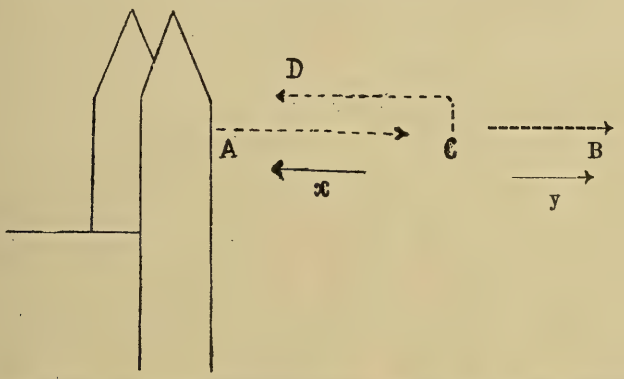


Fig. 40. Das Spiel der richtungbestimmenden Kräfte bei einem Probeflug der Dohlen. x = Anziehungskraft der Türme. y = anziehende Kraft der Richtung, in der die Schlafstätten liegen (bzw. anziehende Kraft des direkten Anblickes der Schlafstätte?). C = die Stelle, wo sich die beiden Kräfte (x und y) geltend machen. AC und CB = Flug in der Richtung, wo sich die Schlafstätten befinden. CD = Flug in der Richtung der Türme.

Wenn wir nun die Frage aufstellen, welche von beiden Kräften auf die Mehrzahl der Dohlen einen stärkeren Reiz ausübte, so kann man sagen, dass die Kraft x, also die anziehende Kraft der Türme, vor und um die Zeit des Sonnenunterganges auf die überwiegende Zahl der Dohlen sich stärker geltend machte, so dass in dieser Zeit die Mehrzahl der Vögel nach einem Probeflug AC wieder in der Linie CD zu den Türmen zurückkehrte. Nach Sonnenuntergang gewann die Kraft y, also die anziehende Wirkung der Schlafstätte, nach und nach Oberhand, so dass immer mehr Dohlen nach dem Probeflug AC ihren Flug in der Linie CB zur Schlafstätte fortsetzte. Schliesslich hörte in der tiefen Dämmerung die Kraft x auf zu wirken, so dass der Rest der Dohlen die Türme verliess, um in der Linie AB direkt zur Schlafstätte zu fliegen.

Wie ersichtlich ist, änderte sich im Verlauf der Zeit das Verhältnis zwischen den Kräften x und y in ihrer Wirkung auf die Dohlen. Zunächst war $x > y$ (vor und um die Zeit des Sonnenunterganges); daraufhin kam der Zeitabschnitt (nach Sonnenuntergang in der ersten Dämmerung), während dessen x ungefähr gleich y ($x = y$) war, das heisst in jeder Richtung CD und CB flogen ungefähr gleichviel Dohlenschwärme; und schliesslich liess sich in der tiefen Dämmerung (ca. $^1/_2$ Stunde nach Sonnenuntergang) das Verhältnis zwischen beiden Kräften in der Formel $x < y$ bis $(x = 0) < y$ ausdrücken.

Kurz gefasst, lässt sich sagen, dass mit zunehmender Dämmerung die Kraft y wächst und die Kraft x abnimmt, das heisst die Kraft y steht im geraden, die Kraft x im umgekehrten Verhältnis zum abnehmenden Tageslicht [1]).

Dieses Verhalten der Dohlen stellt also einen Fall dar, in dem sich die Wirksamkeit zweier Reize, von denen jeder eine gewohnheitsmässige Bewegung in der zum anderen Reize entgegengesetzten Richtung bewirken kann, in Abhängigkeit von der Tageszeit ändert.

Die Beobachtung über das Verhalten der Dohlen erlaubt uns, die der Nachtruhe vorangehende Tätigkeit der Vögel von einer neuen Seite zu betrachten: sie ist das Endstadium der Tageswanderungen [2]) der Vögel.

Die mehr oder weniger ausgedehnten Tageswanderungen sind wahrscheinlich den meisten Vogelarten eigen. Der letzte Abschnitt solcher Wanderungen besteht wahrscheinlich im Heranziehen zum Nachtlager und im Aufsuchen des Schlafbaumes bzw. einer anderen zusagenden Nachtherberge.

Diese Lebensgewohnheit ist augenscheinlich so tief im Wesen der Vögel eingewurzelt, dass sie sich selbst bei den domestizierten Kanarienvögeln in der Form eines Rudimentes vererbt hat.

Dieses Rudiment hat sein Seitenstück in der wohlbekannten Steigerung der motorischen Aktivität während der Herbstmonate

---

1) Schon v. Homeyer sagte von den täglichen Wanderungen der Krähen, dass „diese Züge so regelmässig sind, je nach dem Stande der Sonne, dass man wohl sagen kann, auch hier ist es das Licht, welches die Wandervögel leitet". (E. F. v. Homeyer, Die Wanderungen der Vögel S. 215—216. 1881.)

2) Vgl. hierzu E. F. v. Homeyer, Die Wanderungen der Vögel (insbesondere S. 215 ff.: „Tägliche Wanderungen"). 1881.

bei den in Käfigen gehaltenen wilden Zugvögeln[1]) und bei den domestizierten Vögeln, deren Vorahnen Zugvögel waren (zum Beispiel nach meiner Beobachtung, besonders stark bei den Gänsen): gleichsam —, wie die Saisonwanderung der Tageswanderung an die Seite zu stellen ist.

Die genauere Untersuchung der Tageswanderungen der Vögel (Richtung, Einfluss der inneren und äusseren Faktoren usw.) könnte sich an und für sich sehr interessant gestalten. Ausserdem aber könnten vielleicht solche Forschungen viel Licht auf die immer noch dunkle Frage der Saisonwanderungen werfen.

Die Methode, mit der solche Untersuchungen ausgeführt werden könnten, ist schon ziemlich vorgearbeitet. Dies ist dieselbe Methode, die so schöne Resultate betreffend der Zugvögel (zum Beispiel der Störche) an der Vogelwarte zu Rossitten gezeitigt hat; ich meine die „Beringelungsmethode“[2]). Und wie ich hoffen darf, könnte der Aktograph für die erste Orientierung über die Verteilung der Ruhe- und Aktivitätsperioden im 24stündigen Zyklus bei diesen Untersuchungen gute Dienste leisten.

II. Versuche über die Entstehung der rezeptorisch-motorischen Gewohnheiten.

1. Versuche über die optische Rezeptionsfähigkeit der Hunde.

Einleitung.

Zur Beurteilung der Faktoren, die das Verhalten der Tiere bestimmen können, ist die Frage, ob ein Tier eine bildliche Reproduktion eines ihm auf Grund der früheren Erfahrung bekannten Gegenstandes zu erkennen vermöge, von nicht geringer Bedeutung.

Dieses Problem, das auf die Frage über die Fähigkeit des Identifizierens eines körperlichen Gegenstandes mit seinen, auf eine Fläche projizierten Formen (und Farben) hinausläuft, lässt sich auch folgendermaassen formulieren: Verschmilzt das Gesehene im psychophysischen Mechanismus eines Tieres zum zusammenhängenden Bild, oder bleibt es bloss loser Komplex von einzelnen Sinnesrezeptionen? Wenn das Gesehene zum zusammenhängenden Bilde verschmelzen sollte, so

1) Vgl. zum Beispiel B. Altum, Der Vogel und sein Leben, 5. Aufl., S. 233—234. 1875.

2) Vgl. die interessanten Arbeiten und Karten von Dr. Thienemann, Leiter der Vogelwarte zu Rossitten.

müsste sich wohl eine allgemeine Vorstellung ausbilden, die das Tier befähigen dürfte, auch andere Gegenstände als zur nämlichen Kategorie gehörende zu erkennen. In diesem Falle könnte wohl das Tier auch die bildliche Reproduktion eines ihm bekannten Gegenstandes erkennen. Wenn aber das Gesehene bloss einen losen Komplex von einzelnen Sinnesrezeptionen (Formen und Farben) darstellen sollte, so könnte kaum eine allgemeine Vorstellung entstehen. Da nun der körperliche Gegenstand und seine bildliche, selbst naturtreue Reproduktion immerhin beträchtlich abweichende Rezeptionskomplexe darstellen, und wenn das beiden Gemeinsame — allgemeine Vorstellung eines zusammenhängenden Bildes — fehlen sollte, so wäre es undenkbar, dass das Tier eine bildliche Reproduktion eines Gegenstandes zu erkennen vermöchte.

Die Frage, ob ein Tier das Bild eines Gegenstandes zu erkennen vermag, beschäftigte wiederholt besonders die älteren Forscher.

Um zunächst einer kunsthistorischen Überlieferung zu gedenken, sollte Zeuxis aus Heraklea Trauben so natürlich malen, dass die Vögel nach ihnen pickten[1]).

Von neueren und glaubwürdigeren Beobachtungen, insofern mir bekannt, liegen jene von A. v. Humboldt, Isidore St. Hilaire, Andouin und Bates und schliesslich von Altum vor.

In seiner Reisebeschreibung führt A. v. Humboldt folgende Versuche an einem Affen an:

„Er (Titi vom Orinoko-Simia sciurea) ist sehr lüstern nach Insekten, besonders nach Spinnen. Das kleine Tier ist so klug, dass ein Titi, den wir auf unserem Kanoe nach Angostura brachten, die Tafeln zu Cuvier's Tableau élémentaire d'histoire naturelle ganz gut unterschied. Diese Kupfer sind nicht koloriert und doch streckte der Titi rasch die kleine Hand aus, in der Hoffnung, eine Heuschrecke oder eine Wespe zu erhaschen, so oft wir ihm die 11. Tafel vorhielten, auf der diese Insekten abgebildet sind. Zeigte man ihm Skelette oder Köpfe von Säugetieren, blieb er völlig gleichgültig ... Ich führe bei dieser Gelegenheit an, dass ich niemals bemerkt habe, dass ein Gemälde, auf dem Hasen und Rehe in natürlicher Grösse und vortrefflich abgebildet waren, auf Jagdhunde, bei denen doch der Verstand sehr entwickelt schien, den mindesten Eindruck gemacht hätte. Gibt es einen beglaubigten Fall, wo ein

1) K. Woermann, Geschichte der Kunst Bd. 1 S. 294. 1900.

Hund das Porträt seines Herrn in ganzer Figur erkannt hätte? In allen diesen Fällen wird das Gesicht nicht vom Geruch unterstützt[1]).“

H. W. Bates berichtet kurz über Versuche, die auf seiner Reise ebenfalls an einem Affen ausgeführt worden sind, und erinnert an die Versuche von I. G. St. Hilaire:

„Isidore Geoffroy St. Hilaire relates of a species of this genus (Midas leoninus), that it distinguished between different objects depicted on an engrawing. M. Audouin showed it the portraits of a cat and a wasp; at these it became much terrified: where as, at the sight of a figure of a grasshopper or beetle, it precipitated itself on the picture, as if to seize the objects there represented[2]).“

Schliesslich beschreibt R. Altum folgenden Versuch:

„Als einer meiner Freunde einem gezähmten Rotkehlchen einen Spiegel vorsetzte, rückte dasselbe diesem singend näher und sprang wütend gegen denselben, selbst beim Anpralle leise singend[3]).“

Diese mehr gelegentlichen Versuche und Beobachtungen, welche kaum jemanden befriedigen können, sind ziemlich alles, was ich in der Literatur finden konnte[4]).

Es schien mir deshalb wünschenswert, diese Frage einer genaueren experimentellen Untersuchung zu unterwerfen. Die Versuche, die festzustellen bezweckten, ob Hunde einfache stereometrische Figuren und deren bildliche Reproduktion zu identifizieren vermögen, zerfallen in zwei Serien, die im nachfolgenden getrennt beschrieben sein sollen.

Erste Versuchsserie.

Die Methode, mit der ich die erste Versuchsserie angeführt hatte, war die gewöhnliche „Strafmethode“. Der Apparat war folgendermaassen konstruiert (Fig. 41 Abb. I):

---

1) A. v. Humboldt's Reise in die Äquinoktialgegenden des neuen Kontinents, in deutscher Bearbeitung von Hauff Bd. 3 S. 75.

2) H. W. Bates, The Naturalist on the river Amazons, Ed. II, p. 59—60. 1864.

3) B. Altum, Der Vogel und sein Leben, 5. Aufl., S. 93. 1875.

4) In diesem Zusammenhange möchte ich noch eine ziemlich unwahrscheinlich klingende Angabe anführen: Nach Lubbock (Der Ursprung der Zivilisation, Kap. II) sollen einige Naturvölker nicht imstande gewesen sein, das Bild der bekannten Objekte zu erkennen. In der neuesten Zeit bestätigte diese Angabe ein Ethnologe vom Fach, der während seiner Forschungsreise nach den Neuen Hybriden feststellen konnte, dass den Eingeborenen „die Bilder unverständlich“ sind. (F. Speiser, Südsee, Urwald, Kannibalen, S. 48. 1913.)

Auf einem mit Linoleum bespannten Brett wurden zwei Seitenwände $KMNA$ und $K_1M_1N_1B$ (50 cm hoch) derart gestellt, dass dadurch ein Käfig K_1N gebildet war (Fig. 41 Abb. I); die Länge der Wände war $MN = 1$ m; und $MX = 53$ cm. Die Entfernung zwischen N und N_1 betrug 90 cm; C war toter, für das Ver-

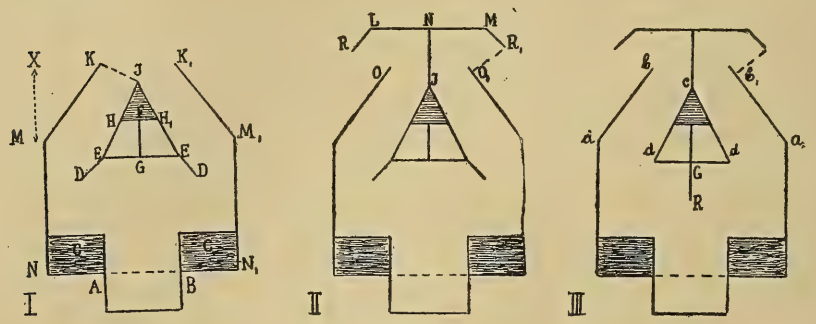


Fig. 41.

suchstier unzugänglicher Raum. In der Mitte des Raumes MKK_1M_1 wurde ein Kasten DJD untergebracht (Fig. 42).

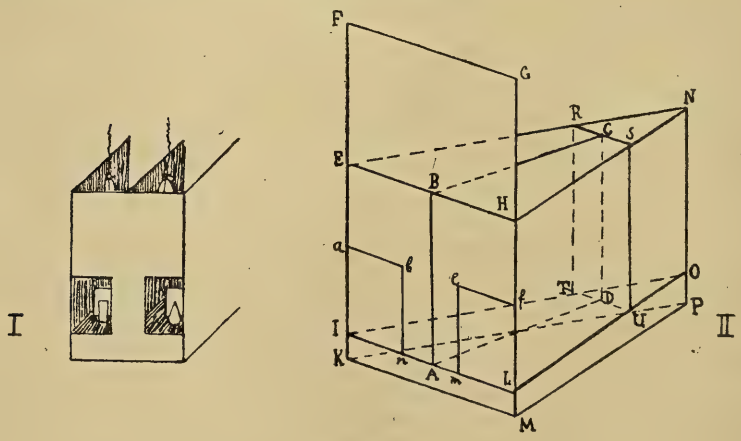


Fig. 42.

Dieser Kasten (Fig. 42 Abb. II) stellte ein 50 cm hohes Prisma dar, das durch die Scheidewände $ABCD$, $LITU$ und $RSUT$ in zwei gleiche Abteilungen BT und BU getrennt war. Diese Räume BT und BU dienten zur Aufnahme der Figuren bzw. deren Reproduktionen, die den Versuchstieren vorgezeigt werden sollten; deswegen waren in den Vorderwänden dieser Räume je ein Fenster an bzw. fm

ausgeschnitten und mit Glasscheiben versehen. Die Wand $ITUL$ wurde angebracht, um die Räume BT und BU über dem Boden zu erhöhen (auf die Höhe IK 15 cm). (Vgl. auch Fig. 42 Abb. I.)

An den oberen Rand der Wand $IEHL$ wurde ein 25 cm hoher und 29 cm breiter Schirm befestigt ($EFGH$), um die Strahlen der in die Räume BU und BT hineingehängten Lampen zu verdecken. Die oberen Teile der beiden Räume BU und BT bis zur Höhe der oberen Ränder der Fenster wurden mit Asbest belegt; diese Maassregel bezweckte, einer übermässigen Erwärmung der Holzwände durch die oben erwähnten Lampen vorzubeugen.

Die Dimensionen des Kastens waren folgende (Fig. 42 Abb. II): die Länge BN 58 cm, die Höhe 50 cm, die Länge der Vorderwand EH 30 cm, die Grösse der Fenster 15×10 cm, die Länge der Räume BU bzw. BT 31 cm (BC Fig. 42 Abb. II).

An die Wände EK und HM des Kastens wurden zwei 19 cm lange Bretter in der Art, wie dies aus Fig. 41 Abb. I (ED) zu ersehen ist, festgenagelt.

Das Anbringen dieser Wände, gleichfalls wie das jener Wände, die die beiden toten, 30×23 cm grossen Räume C (Fig. 41 Abb. I) begrenzten, bezweckte, die Bewegungsfreiheit des Versuchstieres zu beschränken und dasselbe zu einem der Ausgänge KI bzw. KP hinauslaufen zu lassen.

Nachdem der Kasten JG (Fig. 41 Abb. I JG) in den Käfig KN_1 gestellt worden war, wurde der ganze Käfigraum in zwei etwa 30 cm breite Gänge, und zwar: $BD - EM - IK$ und $AD - DM - KI$ getrennt, so dass das Versuchstier vom Eingang AB zu einem der Ausgänge KI bzw. K_1I den Käfig durchlaufen musste.

Der Eingang war offen gelassen; vor jedem Versuche wurde daran ein Vorkäfig AB mit dem darin eingeschlossenen Versuchstier herangeschoben; der Vorkäfig war mit einer Seitenschiebetür versehen.

Die Ausgänge KJ und JK_1 konnten nach Belieben entweder offen gelassen oder durch eine Tür abgesperrt werden (in der Linie KJ Fig. 41 Abb. I). Die letztgenannte Tür stellte einen Rahmen mit darin gespanntem Drahtnetz dar. Dadurch wurde erreicht, dass die etwaigen Gerüche, die von der Seite der Ausgänge her in den Käfig zufällig hineinströmen sollten, sich gleichmässig in den beiden Gängen, offenen und abgesperrten, verteilen konnten. Der ganze Käfig K_1N, mit Ausnahme der Fläche EJE (Fig. 41 Abb. I), war durch einen Rahmen mit einem darin gespannten Drahtnetz zugedeckt.

Der Boden, auf dem der Käfig aufgestellt war, bestand aus einem mit Linoleum bespannten Brett. Auf dem Brett wurde eine elektrische Leitung in Form von 1 cm breiten, in 0,1 cm Entfernung voneinander befestigten Zinnplatten montiert. Die paarigen Platten wurden miteinander zu einer Elektrode, die unpaarigen zur anderen verbunden. Mit Hilfe eines Induktionsapparates konnte also der Experimentator dem Versuchstier einen elektrischen Schlag versetzen, wenn dasselbe sich vom falschen Reiz leiten lassen und die Bewegungsrichtung zum abgesperrten Ausgang einschlagen sollte[1]).

Die Figuren, deren Form die Versuchstiere kennen lernen sollten, um dann eventuell ihre bildliche Reproduktion wiederzuerkennen, bestanden aus einem Kegel, einer Pyramide, einem Zylinder und einem quadratischen Prisma. Die Grösse sämtlicher Figuren, die aus Gips angefertigt worden waren, wurde so gewählt, dass dieselben gleiche Höhe (6 cm) und gleiche Oberfläche (rund 39 qcm) hatten: also der Durchmesser des Zylinders betrug 2,1 cm, der Durchmesser der Grundfläche des Kegels 4 cm, die Seite der Grundfläche des Prismas 1,65 cm, die Seite der Grundfläche der Pyramide 3,15 cm.

Von sämtlichen Figuren liess ich photographische Aufnahmen in natürlicher Grösse machen. Ausserdem liess ich zwei gleichgrosse (9 × 12) Stücke des Kopierpapiers gleichwie den Hintergrund der Aufnahmen von den Figuren abtönen.

Die zuletzt genannten leeren Papiere sollten als Hintergrund für die in den Käfigfenstern aufgestellten Figuren dienen.

Sollte der Versuch gelingen, so hatte ich die Absicht, den Hintergrund sowohl der Gipsfiguren wie auch den der photographischen Aufnahmen zu variieren, um eine etwaige zufällige Orientierung nicht nach der Figur bzw. nach deren Reproduktion, sondern eventuell nach der Beschaffenheit des Hintergrundes tunlichst zu verhindern.

Die Versuche, die ich in einem ruhigen, sehr schwach beleuchteten Kellerraum ausführte, fanden zweimal täglich (mit Ausnahme der Sonn- und Feiertage) statt (um 10 Uhr vormittags bzw. 2 Uhr nachmittags); als Versuchstier dienten mir 4 junge Hunde (Bastarde von Spitz und Foxterrier), von denen Nr. 1 Männchen, die übrigen Nrn. 2, 3, 4 Weibchen waren[2]). Nach jedem Versuche wurde der Käfigboden mit Äther und Flanelltuch sorgfältig gereinigt.

1) Dies ist die übliche Versuchsanordnung. (Vgl. die Arbeiten von Yerkes und seiner Schüler und meine früheren diesbezüglichen Versuche.)

2) Nr. 3 warf Junge, einige Tage nach Schluss der ganzen Versuchsserie.

Der Verlauf eines jeden Versuches war folgender:

Nachdem der Hund in den Vorkäfig gesetzt und der letztere an den Eingang zu dem etwa $^1/_2$ m über dem Fussboden untergebrachten Apparat herangeschoben worden war, wurde die Schiebetür des Vorkäfiges aufgemacht. Um nun in Freiheit zu gelangen, musste der Hund den Apparat durchlaufen. Einer der Ausgänge war abgesperrt, der andere offen gehalten; in beiden Fenstern wurde je eine immer gleichbleibende Figur bzw. eine photographische Aufnahme aufgestellt. Dabei war stets eine immer gleiche Figur auf der Seite des Apparates untergebracht, wo sich der offene Ausgang befand; die andere war stets auf der Seite des abgesperrten Ausganges aufgestellt. Wenn das Tier den richtigen Weg einschlug, also den Ausgang wählte, wo diejenige Figur untergebracht war, die der Hund mit dem offenen Ausgang zu assoziieren lernen sollte (wirksamer Reiz), so konnte derselbe unbeschädigt den Versuchskäfig verlassen. Wenn aber das Tier den falschen Gang erwählte, also denjenigen, welcher zum abgesperrten Ausgang führte, so erhielt es einen elektrischen Schlag.

Um der Entstehung einer auf der Wirkung kinästhetischer Reize basierenden Gewohnheit entgegenzusteuern, brachte ich den wirksamen Reiz nicht etwa einmal links und einmal wieder rechts an, sondern die Reihenfolge war ganz unregelmässig, so dass sich die gleiche Serie erst nach 20 Versuchen wiederholte. Wenn *l* bzw. *r* bedeuten, dass der wirksame Reiz beim Versuche im linken bzw. rechten Fenster untergebracht war, so war die Reihenfolge[1]):

l r l l r r l r r l r l l r r l r l l r

Während des Versuches befand sich der Beobachter, der die Zeit mit einer Sekundenuhr maass, hinter dem Vorkäfig; er war für den Hund durch einen Pappendeckelschirm, in dem eine Guckspalte ausgeschnitten war, verdeckt. Ausser dem Beobachter befand sich im Versuchsraum die Frau, der die Pflege der Tiere anvertraut war. Für den Hund unsichtbar, sass sie auf einem Sessel in einer Entfernung von etwa 1,5 m, gerade in der Verlängerung der mittleren Längsachse des Apparates. Sie führte die Tiere, nachdem dieselben den Versuchskäfig verlassen hatten, in ihren Wohnkäfig, der sich im anstossenden Raum befand, zurück.

1) Vgl. hierzu meine Arbeiten in Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 310 und ebenda Bd. 158 S. 391.

Das Versuchsresultat wurde als positiv aufgefasst, wenn das Tier den Käfig vom Eingange bis zum Ausgang auf dem kürzesten Wege durchgelaufen ist.

Im Verlaufe der Versuche hat sich der Versuchskäfig, so wie er oben beschrieben und abgebildet war (Fig. 41 Abb. I) als unzuverlässig erwiesen.

Die Versuchstiere liefen nämlich bis zur Stelle D (Fig. 41 Abb. I); dort angelangt, blieben sie stehen, streckten den Kopf in den zum Ausgang führenden Gang hinaus und schauten nach dem Ausgang. War der letztere abgesperrt, so machten sie kehrt und liefen zum offenen Ausgang. Im umgekehrten Falle liefen sie direkt hinaus.

Um den Tieren den direkten Ausblick zu verdecken, liess ich nach 35 Versuchen die Wand $RLMR$ anbringen (die Länge in der Linie $LM = 85$ cm (Fig. 41 Abb. II); zwischen JN wurde eine Scheidewand befestigt.

Diese Wand, deren Länge (in der Linie NJ) 75 cm betrug, bestand aus einem weitmaschigen Drahtnetz, um etwaige zufällige Gerüche auf beiden Gängen zur gleichmässigen Verteilung zu bringen.

Die Wand $RLMR_1$ war — wie die übrigen Wände — aus Holz und wie der ganze Apparat schwarz angestrichen.

Die den Ausgaug absperrende Tür war jetzt in der Linie $R_1 O_1$ bzw. RO befestigt. Der Raum $OLMO_1$ war mit Pappendeckel zugedeckt.

Schliesslich erlitt der Apparat nach den weiteren 51 Versuchen noch eine Modifikation. Zwecks Vereinfachung des Apparates entfernte ich die beiden Wände ED (Fig. 41 Abb. I und Abb. III) und brachte dafür eine Wand GR (in die Linie BA Fig. 2 Abb. II) an, die eine noch vollkommenere Abtrennung der beiden Gänge und leichtere Orientierung bewirken sollte. Die Wand GR war 19 cm lang und, wie der ganze Apparat, schwarz angestrichen.

In dieser definitiv modifizierten Form (Fig. 41 Abb. III) benutzte ich den Apparat bis zum Schlusse der ganzen Versuchsserie.

Was schliesslich die Anordnung und die Reihenfolge der Reizeinwirkung betrifft, so möge zunächst bemerkt werden, dass meine Absicht darin bestand, dass ich zunächst eine feste optisch-motorische Assoziation entstehen lassen wollte. Ich wollte nämlich, dass der Hund, vor zwei auf ihn wirkende Reize gestellt, nach demjenigen, welcher von der Seite des offenen Ausganges einwirkt, seine Bewegung richtet.

Sollte dieses Verfahren von Erfolg begleitet sein, so wollte ich nun an der Stelle von den dem Hunde bereits bekannten Figuren deren photographische Reproduktionen anbringen, um feststellen zu können, ob der Hund sich auch jetzt richtig zu orientieren vermöchte.

Ich verfuhr dabei so, dass ich bei den Versuchen mit den Hunden Nr. 1 und Nr. 2 in die eine der Abteilungen *B T* und *B U* den Kegel, in die andere den Zylinder brachte. Als Hintergrun dienten die schon oben erwähnten 12 × 9 qcm grossen Stücke von schwarz abgetöntem Kopierpapier, die auf einem gleich grossen Brett mit Reissnägel befestigt worden waren.

Ausserdem wurde in den oberen Teil jeder Abteilung (Fig. 42 Abb. II *C R* bzw. *e S*) eine 16kerzige Lampe hineingehängt (vgl. auch Fig. 42 Abb. I).

Der Kegel wurde stets an der Seite des offenen Ausganges aufgestellt, so dass diese Figur zum positiv wirksamen Reiz erhoben sein sollte. Der Kegel (negativ wirksamer Reiz) diente bloss zum Vergleiche. Sollten die Hunde erlernen, den Kegel mit dem offenen Ausgang bzw. den Zylinder mit dem geschlossenen zu verknüpfen so wollte ich diese beiden Figuren, bei sonst gleichbleibender Versuchsanordnung durch ihre photographischen Aufnahmen ersetzen um feststellen zu können, ob die Hunde auch jetzt den richtigen Ausgang auswählen würden.

Bei den Versuchen mit den Hunden Nr. 3 und Nr. 4 verfuhr ich umgekehrt: Ich setzte in die Fenster die photographischen Aufnahmen vom Prisma und der Pyramide; dabei sollte dem Prisma der Wert des positiv wirksamen Reizes zukommen. Sollten die entsprechenden Assoziationen entstanden sein, so wollte ich nun statt der bildlichen Reproduktion wirkliche Originalfiguren auf die Hunde einwirken lassen.

Diese Anordnung der Reize erwies sich als zu schwer für die Hunde: nach 40 Versuchen (Nr. 2, 3, 4) zeigte sich nicht nur kein Fortschritt, sondern im Gegenteil eher ein Rückschritt, der darin bestand, dass die Hunde immer mehr desorientiert wurden.

Ich habe mich nun entschlossen, die Versuchsanordnung vom 41. Versuche an (Nr. 2, 3, 4 bzw. vom 13. Versuche an bei Nr. 1) derart zu vereinfachen, dass ich die Figur bzw. die photographische Aufnahme, die zum Vergleich dienen sollte — also den Zylinder (Nr. 1, 2) bzw. die photographische Aufnahme der Pyramide (Nr. 3, 4) —, entfernte. Es wirkten also fortan auf das Tier bloss einerseits ein

beleuchtetes Fenster mit der aufgestellten Figur (bzw. mit der photographischen Aufnahme) auf der Seite zum offenen Ausgang, andererseits ein leeres, beleuchtetes Fenster auf der Seite zum abgesperrten Ausgang ein.

Auch diese Anordnung führte nicht zum erwarteten Ziel, so dass ich gezwungen war, die Versuchsanordnung vom 42. Versuche an (Nr. 1), vom 75. Versuche an (Nr. 2, 4) und vom 69. Versuche an (Nr. 3) weiter zu vereinfachen. Diese Vereinfachung bestand darin, dass das leere Fenster auf der Seite zum abgesperrten Ausgang, unbeleuchtet blieb, so dass das Tier vor sich ein beleuchtetes Fenster mit der darin aufgestellten Figur bzw. photographischen Aufnahme hatte.

Der Erfolg blieb wiederum aus.

Der Hund Nr. 4 wurde derart desorientiert und unwillig, dass er den Vorkäfig nicht mehr verlassen wollte. Infolgedessen wurden die Versuche an demselben eingestellt [1]).

Die neue Vereinfachung der Versuchsanordnung war folgende: Vom 116. Versuche an (Nr. 1) bzw. vom 152. Versuche an beleuchtete ich ausser dem Fenster mit der Figur (bzw. der photographischen Aufnahme) den ganzen Gang, der zum offenen Ausgang führte (Fig. 41 Abb. III $a\,b\,c\,d$ bzw. $a_1\,b_1\,c\,d_1$).

Die Beleuchtung des Ganges wurde derart bewerkstelligt, dass eine 16 kerzige Lampe auf dem Drahtnetzdeckel des Versuchskäfiges über dem entsprechenden Gang gelegt war. Die Lampe war derart mit Asbest umhüllt, dass das Licht bloss nach rückwärts in den Gang eindringen konnte. Bei der genaueren Analyse des Verhaltens von Nr. 3 (siehe unten) wurde die Beleuchtung des Ganges entweder wie oben durchgeführt, oder um eine etwaige stärkere Wärmewirkung zu eliminieren, die Lampe während des diesbezüglichen Versuches in ein seitlich mit Asbest umhülltes kleines Einmachglas hineingehängt; das Glas wurde dann auf dem Versuchskäfigdeckel über dem entsprechenden Gang aufgestellt.

Der andere Gang blieb ebenso wie das gleichsinnige Fenster unbeleuchtet.

Diese Versuchsanordnung war wenigstens teilweise (Nr. 3) von Erfolg begleitet.

Die Veränderungen in der Anordnung der Reize, die im Ver-

---

1) Nach 40 Tagen noch einmal untersucht, zeigte der Hund Nr. 4 das gleiche Verhalten (Desorientierung, Unwillen, den Vorkäfig zu verlassen usw.).

laufe der Versuchsserie unternommen waren, bezweckten ein fortschreitendes Ausschalten der nicht obligatorischen Reize mit einem gleichzeitigen Hervorheben und Verstärken des obligatorischen Reizkomplexes.

Dieses Verfahren lässt sich kurz definieren: entweder als die Methode des sukzessiven Ausschaltens der nicht obligatorischen (überflässigen) Reize oder als die Methode der fortschreitenden Vereinfachung des einwirkenden Reizkomplexes.

Da der Hund Nr. 3, wie oben erwähnt, bei der zuletzt beschriebenen Versuchsanordnung erlernte, den offenen Ausgang auf dem kürzesten Wege zu finden, so wollte ich nun weiter feststellen, welcher Reiz des ganzen einwirkenden Reizkomplexes die stärkste Wirkung auf das Tier ausübte.

Wie erinnerlich, wirkte auf das Tier auf der zum offenen Ausgang führenden Seite gleichzeitig der beleuchtete Gang und das beleuchtete Fenster mit der darin aufgestellten Figur. Um nun die einzelnen Faktoren analysieren zu können, liess ich zunächst auf das Tier bloss den beleuchteten Gang auf der zum offenen Ausgang führenden Seite einwirken. In den nächsten Versuchen wurde bloss das Fenster und die darin aufgestellte photographische Aufnahme des Prismas beleuchtet; der Gang blieb unbeleuchtet. In den weiteren Versuchen wurde bloss das eine Fenster beleuchtet: der Gang blieb wie oben unbeleuchtet. Die nächste Anordnung war derart gewählt, dass der Gang auf der Seite zum offenen Ausgang beleuchtet war; auf der anderen, also zum abgesperrten Ausgang führenden Seite war bloss das leere Fenster beleuchtet.

Schliesslich waren in den letzten Versuchen beide Fenster beleuchtet. Dabei war im Fenster auf der Seite zum offenen Ausgang die photographische Aufnahme des Prismas aufgestellt; das andere beleuchtete Fenster blieb leer. Die beiden Gänge waren unbeleuchtet. Mit dieser Anordnung nahm die ganze Versuchsserie ihr Ende.

Der Verlauf der Versuche und die Ergebnisse sind in der nachfolgenden Tabelle Nr. 17 niedergelegt.

Tabelle 17.

Nummer des Versuches	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2						Hund Nr. 3						Hund Nr. 4					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungs-richtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungs-richtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungs-richtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungs-richtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
1	S	K(C)	r	r	+	13	S	K(C)	l	r	+	17	S	pr(py)	l	r	+	33	S	pr(py)	l	r	+	6
2	S	„	l	l	|	39	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	|	44	S	„	l	l	|	18
3	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	+	12	S	„	l	l	-	45	S	„	l	l	|	13
4	S	„	r	l	+	3	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	7	S	„	l	l	|	10
5	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	|	7	S	„	l	l	+	4	S	„	l	l	|	5
6	S	„	l	l	|	2	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	+	34	S	„	l	l	|	18
7	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	|	2	S	„	l	l	|	12	S	„	l	l	|	3
8	S	„	l	l	|	5	S	„	l	l	+	5	S	„	l	l	|	9	S	„	l	l	|	1
9	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	+	4	S	„	l	l	+	49	S	„	l	l	|	15
10	S	„	l	l	|	21	S	„	l	l	+	4	S	„	l	l	|	49	S	„	l	l	?	?
11	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	42	S	„	l	l	|	29
12	S	„	l	l	|	15	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	|	ca. 100	S	„	l	l	|	8
13	S	K(F)	l	l	|	28	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	|	90	S	„	l	l	|	22
14	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	|	ca. 2	S	„	l	l	+	696	S	„	l	l	|	15
15	S	„	l	l	+	7	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	117	S	„	l	l	+	10
16	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	+	126	S	„	l	l	|	16
17	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	+	4	S	„	l	l	+	126	S	„	l	l	|	37
18	S	„	l	l	|	8	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	78	S	„	l	l	+	73
19	S	„	l	l	|	8	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	|	53	S	„	l	l	+	41
20	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	49	S	„	l	l	+	30
21	S	„	l	l	|	7	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	|	43	S	„	l	l	|	165
22	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	|	6	S	„	l	l	+	52	S	„	l	l	|	58
23	S	„	l	l	|	1	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	90	S	„	l	l	+	378
24	S	„	l	l	+	4	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	+	65	S	„	l	l	+	58
25	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	|	5	S	„	l	l	+	67	S	„	l	l	+	58
26	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	|	5	S	„	l	l	|	119	S	„	l	l	+	30
27	S	„	l	l	+	7	S	„	l	l	|	10	S	„	l	l	|	100	S	„	l	l	+	21
28	S	„	l	l	|	6	S	„	l	l	+	5	S	„	l	l	+	83	S	„	l	l	+	22
29	S	„	l	l	+	1	S	„	l	l	|	1	S	„	l	l	+	33	S	„	l	l	|	12
30	S	„	l	l	+	6	S	„	l	l	+	33	S	„	l	l	|	50	S	„	l	l	+	17
31	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	+	5	S	„	l	l	+	35	S	„	l	l	|	16
32	S	„	l	l	+	2	S	„	l	l	+	3	S	„	l	l	+	?	S	„	l	l	+	26
																		35						137

| | | |

Tabelle 17 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2						Hund Nr. 3					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
78		*K*	*r*	*r*	+	10		*K*	*l*	*l*	+	6		*pr*	*l*	*l*	+	9
79		„	*r*	*r*	+	7		„	*l*	*l*	+	7	*S*	„	*r*	*l*	—	15
80	*S*	„	*l*	*r*	—	8	*S*	„	*r*	*l*	—	14	*S*	„	*l*	*r*	—	12
81		„	*r*	*r*	+	10		„	*l*	*l*	+	4		„	*r*	*r*	+	10
82	*S*	„	*r*	*l*	—	37	*S*	„	*r*	*l*	—	10	*S*	„	*l*	*r*	—	13
83	*S*	„	*l*	*r*	—	22		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*l*	*r*	—	13
84	*S*	„	*r*	*l*	—	35		„	*l*	*l*	+	4		„	*r*	*r*	+	9
85		„	*l*	*l*	+	12	*S*	„	*r*	*l*	—	10	*S*	„	*r*	*l*	—	?
86		„	*l*	*l*	+	16	*S*	„	*r*	*l*	—	43		„	*l*	*l*	+	32
87	*S*	„	*r*	*l*	—	10	*S*	„	*l*	*r*	—	37		„	*r*	*r*	+	201
88	*S*	„	*r*	*l*	—	8	*S*	„	*r*	*l*	—	21	*S*	„	*r*	*l*	—	77
89		„	*l*	*l*	+	9		„	*r*	*r*	+	19		„	*l*	*l*	+	22
90	*S*	„	*r*	*l*	—	10	*S*	„	*l*	*r*	—	4	*S*	„	*r*	*l*	—	81
91		„	*l*	*l*	+	12	*S*	„	*r*	*l*	—	14		„	*l*	*l*	+	37
92		„	*l*	*l*	+	9	*S*	„	*l*	*r*	—	12		„	*l*	*l*	+	31
93	*S*	„	*r*	*l*	—	13		„	*l*	*l*	+	20	*S*	„	*r*	*l*	—	27
94		„	*l*	*l*	+	18	*S*	„	*r*	*l*	—	109	*S*	„	*r*	*l*	—	16
95	*S*	„	*r*	*l*	—	33		„	*r*	*r*	+	22	*S*	„	*l*	*r*	—	19
96	*S*	„	*l*	*r*	—	25	*S*	„	*l*	*r*	—	24		„	*r*	*r*	+	60
97	*S*	„	*l*	*r*	—	18		„	*r*	*r*	+	22	*S*	„	*l*	*r*	—	?
98		„	*r*	*r*	+	11	*S*	„	*l*	*r*	—	14		„	*l*	*l*	+	202
99		„	*r*	*r*	+	10	*S*	„	*l*	*r*	—	18	*S*	„	*r*	*l*	—	74
100		„	*l*	*r*	+	7	*S*	„	*r*	*l*	—	24	*S*	„	*l*	*r*	—	99
101	*S*	„	*r*	*l*	—	35	*S*	„	*l*	*r*	—	?		„	*r*	*r*	+	243
102	*S*	„	*r*	*l*	—	13		„	*r*	*r*	+	38	*S*	„	*l*	*r*	—	16
103		„	*l*	*l*	+	16	*S*	„	*l*	*r*	—	46		„	*l*	*l*	+	28
104	*S*	„	*r*	*l*	—	16		„	*l*	*l*	+	30	*S*	„	*r*	*l*	—	29
105		„	*l*	*l*	+	12		„	*r*	*r*	+	10		„	*r*	*r*	+	30

| | | |

Tabelle 17 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2						Hund Nr. 3.					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
145		*K G*	*l*	*l*	+	6		*K*	*r*	*r*	+	65		*pr*	*r*	*r*	+	15
146		„	*l*	*l*	+	4		„	*r*	*r*	+	111	*S*	„	*l*	*r*	—	121
147	*S*	„	*r*	*l*	—	8	*S*	„	*l*	*r*	—	42		„	*r*	*r*	+	111
148	*S*	„	*r*	*l*	—	10		„	*r*	*r*	+	127		„	*r*	*r*	+	41
149		„	*l*	*l*	+	5		„	*r*	*r*	+	22	*S*	„	*l*	*r*	—	?
150	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*l*	*r*	—	54		„	*r*	*r*	+	54
151		„	*l*	*l*	+	4		„	*r*	*r*	+	27	*S*	„	*l*	*r*	—	?
152		„	*l*	*l*	+	5	*S*	*K G*	*l*	*r*	—	49	*S*	*pr G*	*l*	*r*	—	?
153	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*l*	*r*	—	94		„	*r*	*r*	+	38
154		„	*l*	*l*	+	6		„	*r*	*r*	+	53		„	*r*	*r*	+	25
155	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*r*	*l*	—	58	*S*	„	*l*	*r*	—	87
156		„	*l*	*l*	+	7	*S*	„	*l*	*r*	—	47		„	*r*	*r*	+	19
157		„	*l*	*l*	+	5		„	*r*	*r*	+	65	*S*	„	*l*	*r*	—	90
158	*S*	„	*r*	*l*	—	8	*S*	„	*l*	*r*	—	118		„	*l*	*l*	+	58
159	*S*	„	*r*	*l*	—	10		„	*l*	*l*	+	47		„	*r*	*r*	+	243
160		„	*l*	*l*	+	8		„	*r*	*r*	+	34		„	*l*	*l*	+	98
161	*S*	„	*r*	*l*	—	9	*S*	„	*l*	*r*	—	124		„	*r*	*r*	+	132
162	*S*	„	*r*	*l*	—	9		„	*r*	*r*	+	246		„	*l*	*l*	+	53
163		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*l*	*r*	—	?		„	*l*	*l*	+	?
164	*S*	„	*r*	*l*	—	7	*S*	„	*l*	*r*	—	?	*S*	„	*r*	*l*	—	48
165		„	*l*	*l*	+	2		„	*r*	*r*	+	32		„	*r*	*r*	+	81
166		„	*l*	*l*	+	3		„	*r*	*r*	+	24	*S*	„	*l*	*r*	—	43
167	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*l*	*r*	—	33		„	*r*	*r*	+	184
168	*S*	„	*r*	*l*	—	18		„	*r*	*r*	+	20	*S*	„	*r*	*l*	—	34
169		„	*l*	*l*	+	4	*S*	„	*r*	*l*	—	24	*S*	„	*l*	*r*	—	127
170	*S*	„	*r*	*l*	—	11		„	*l*	*l*	+	22	*S*	„	*r*	*l*	—	26
171		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*r*	*l*	—	40	*S*	„	*l*	*r*	—	109
172		„	*l*	*l*	+	4		„	*l*	*l*	+	30		„	*l*	*l*	+	61

| | | |

Tabelle 17 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2						Hund Nr. 3					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
212		*K G*	*l*	*l*	+	5		*K G*	*l*	*l*	+	11		*pr G*	*l*	*l*	+	7
213		„	*r*	*r*	+	7		„	*l*	*l*	+	16		„	*r*	*r*	+	142
214	*S*	„	*l*	*r*	—	12		„	*r*	*r*	+	41		„	*r*	*r*	+	11
215	*S*	„	*r*	*l*	—	14	*S*	„	*r*	*l*	—	26		„	*l*	*l*	+	76
216		„	*l*	*l*	+	8		„	*l*	*l*	+	15		„	*r*	*r*	+	10
217		„	*l*	*l*	+	4	*S*	„	*r*	*l*	—	30		„	*l*	*l*	+	64
218	*S*	„	*r*	*l*	—	18		„	*l*	*l*	+	101		„	*l*	*l*	+	16
219	*S*	„	*r*	*l*	—	13		„	*l*	*l*	+	15		„	*r*	*r*	+	32
220		„	*l*	*l*	+	14	*S*	„	*r*	*l*	—	44		„	*l*	*l*	+	13
221	*S*	„	*r*	*l*	—	15	*S*	„	*l*	*r*	—	?		„	*r*	*r*	+	24
222		„	*r*	*r*	+	4	*S*	„	*r*	*l*	—	45		„	*l*	*l*	+	13
223		„	*l*	*l*	+	6	*S*	„	*l*	*r*	—	?		„	*l*	*l*	+	159
224	*S*	„	*r*	*l*	—	12		„	*l*	*l*	+	96		„	*r*	*r*	+	9
225	*S*	„	*l*	*r*	—	14		„	*r*	*r*	+	61		„	*r*	*r*	+	25
226		„	*l*	*l*	+	11		„	*r*	*r*	+	41		*G*	*l*	*l*	+	11
227	*S*	„	*r*	*l*	—	14		„	*l*	*l*	+	15		„	*r*	*r*	+	12
228		„	*r*	*r*	+	23	*S*	„	*r*	*l*	—	20		„	*r*	*r*	+	5
229		„	*l*	*l*	+	9		„	*r*	*r*	+	23		„	*l*	*l*	+	20
230	*S*	„	*r*	*l*	—	8		„	*l*	*l*	+	46		„	*r*	*r*	+	6
231		„	*l*	*l*	+	5		„	*r*	*l*	—	30		„	*l*	*l*	+	13
232		„	*l*	*l*	+	8		„	*l*	*l*	+	8		„	*l*	*l*	+	7
233	*S*	„	*r*	*l*	—	13		„	*l*	*l*	+	13		„	*r*	*r*	+	17
234		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*r*	*l*	—	45		„	*r*	*r*	+	9
235	*S*	„	*r*	*l*	—	7		„	*r*	*r*	+	11		„	*l*	*l*	+	23
236		„	*l*	*l*	+	4		„	*l*	*l*	+	27		*pr*	*r*	*l*	—	?
237		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*r*	*l*	—	17		„	*l*	*r*	—	31
238	*S*	„	*r*	*l*	—	9		„	*l*	*l*	+	20		„	*l*	*l*	+	8
239	*S*	„	*r*	*l*	—	8		„	*l*	*l*	+	14		„	*r*	*l*	+	175

| | | |

Erklärung zur Tabelle Nr. 17.

S bedeutet, dass dem Hunde während des Versuches ein elektrischer Schlag geschickt wurde.

r bzw. *l* bedeutet das rechte bzw. linke Fenster (in der dritten Rubrik) bzw. die Bewegung des Hundes durch den rechten bzw. linken Käfiggang zum rechten bzw. linken Ausgang.

Das + - Zeichen bedeutet, dass das Tier den Versuchskäfig auf dem kürzesten Wege verlassen hat.

Das — - Zeichen bedeutet, dass das Tier zunächst in der Richtung zum abgesperrten Ausgang hingelaufen ist, um dann erst zum offenen Ausgang zu gelangen.

Zeit in Sekunden: die Zeit, welche vom Loslassen des Hundes aus dem Vorkäfig bis zum Erreichen des offenen Ausganges verflossen ist.

K(C) bedeutet, dass der Kegel (Orginalfigur), die als wirksamer Reiz dienen sollte, in einem Fenster, der Orginalzylinder (zum Vergleich) im anderen Fenster aufgestellt worden war.

pr (py) bedeutet, dass die photographische Aufnahme des Prismas, die als wirksamer Reiz dienen sollte, in einem Fenster, die photographische Aufnahme der Pyramide (zum Vergleich) im anderen Fenster aufgestellt wurde.

K (F) bzw. *pr (F)* bedeutet, dass bloss der wirksame Reiz in einem Fenster aufgestellt wurde; das andere Fenster blieb leer und beleuchtet.

K bzw. *pr* bedeutet dasselbe wie vorher, bloss mit dem Unterschied, dass das leere Fenster unbeleuchtet war.

KG bzw. *prG* bedeutet, dass neben dem Fenster, in dem sich der wirksame Reiz befand, auch der ganze gleichsinnige Käfiggang beleuchtet war.

G bedeutet, dass bloss der Käfiggang (ohne Fenster) beleuchtet war.

F bedeutet, dass bloss dass eine Fenster (und zwar das leere, d. h. ohne die Figur) beleuchtet war; der gleichsinnige Käfiggang blieb unbeleuchtet.

G (F) bedeutet, dass auf einer Seite bloss der Ausgang (und zwar der offene), auf der anderen Seite bloss das leere Fenster beleuchtet war.

Wie die Tabelle zeigt, war der Hund Nr. 1 nicht imstande, etwaige optisch-motorische Assoziationen entstehen zu lassen [1]).

Der Hund Nr. 2 liess bei der Versuchsanordnung, bei der das Fenster mit dem optischen Reiz und der gleichsinnige Gang je mit

---

1) Der Hund Nr. 1 war ausserordentlich lebhaft in seinen Bewegungen. Es ist möglich, dass diese überaus grosse Beweglichkeit die Entstehung der Assoziationen verhinderte, denn es scheint ein Antagonismus zwischen zu grosser Beweglichkeit und der Fähigkeit zur Assoziationsbildung zu bestehen. (Siehe darüber unten den Aufsatz „Untersuchungen über den Werdegang rezeptorisch-motorischer Gewohnheiten", Kapitel „Fische".

einer 16 kerzigen Lampe beleuchtet waren und die andere Hälfte des Versuchskäfigs dunkel blieb, eine schwache Assoziationsbildung vermuten (Versuche 238—275): in den letzten 38 Versuchen lief der Hund 31 mal richtig (rund 81 %) und bloss 7 mal falsch.

Der Hund Nr. 3 vermochte bei der gleichen Versuchsanordnung die optisch-motorischen Assoziationen vollkommen auszubilden. In den letzten 21 Versuchen lief das Tier stets richtig [1]). Damit steht in Zusammenhang, dass auch die Dauer der einzelnen Versuche allmählich sank. Während bei der definitiven Versuchsanordnung die Dauer eines einzelnen Versuches während der ersten 20 Versuche (152 bis inkl. 171) durchschnittlich 74,75 Sekunden betrug, sank diese Zeit während der letzten 20 Versuche, in denen der Hund stets richtig lief (206 bis inkl. 225), bis auf durchschnittlich 34,65 Sekunden.

Da die Hunde Nr. 1 und Nr. 4 sich als unfähig erwiesen, Assoziationen auszubilden, war es von Interesse, das Verhalten der Tiere zu verfolgen, um die Merkmale feststellen zu können, die die Unfähigkeit der Tiere, die Assoziationen bei einer gegebenen Versuchsanordnung entstehen zu lassen, anzeigen würden. Ausserdem hätte dieses Verhalten Bedeutung für die Beantwortung der Frage, wie sich ein Tier benehmen würde, wenn dasselbe monatelang den gleichen Raum, in dem ihm ein Schmerz (elektrischer Schlag) zugefügt wird, passieren müsste.

Das Verhalten, das die Hunde unter diesen Umständen zeigten, war nicht immer gleich. Ich konnte folgende Fälle unterscheiden:

1. das Tier bevorzugt immer einen stets gleichen Gang;
2. das Tier läuft in den Vorkäfig zurück;
3. das Tier wird desorientiert (zum Beispiel läuft falsch und bleibt so lange regungslos im falschen Gang sitzen, bis es passiv entfernt wird);
4. das Tier läuft einige Male hintereinander falsch;
5. das Tier bleibt am Anfang des Versuches längere Zeit im Vorkäfig sitzen;
6. das Tier verlässt aktiv den Vorkäfig überhaupt nicht mehr (Hund Nr. 4).

---

1) Als limes bestimmte ich a priori, dass der Hund 20 mal aufeinander richtig laufen müsste, wenn die Entstehung der Assoziationen als vollzogen betrachtet sein dürfte.

Das unter 1. erwähnte Verhalten habe ich bereits früher beobachtet (Hunde, weisse Ratten) und in der Form folgender Regelmässigkeit ausgedrückt:

Wenn man bei den Lernversuchen findet, dass statt der angestrebten eine andere Assoziation, in der der geprüfte Reiz nicht mitbegriffen ist, entstanden ist[1]), so bedeutet dies die Unzulänglichkeit (aber nicht schlechthin die Unwirksamkeit) desselben, die Aufmerksamkeit des Versuchstieres bei der gegebenen Versuchsanordnung aktiv derart zu erwecken, dass dieser Reiz als Assoziationsglied in die auszubildende Gewohnheit aufgenommen werden bzw. als richtungbestimmender Faktor dienen kann[2]).

Wie oben erwähnt, vermochte der Hund Nr. 3 bei der Versuchsanordnung, bei der das Fenster mit dem optischen Reiz (Kegel) und der gleichsinnige Gang je mit einer 16kerzigen Lampe beleuchtet waren und die andere Hälfte des Versuchskäfiges dunkel blieb, die optisch-motorischen Assoziationen auszubilden.

Um festzustellen, welcher Reiz des ganzen wirkenden Reizkomplexes die stärkste Wirkung als Bewegungsrichtung bestimmender Faktor ausübte, liess ich — wie oben angedeutet — die einzelnen Reize vom ganzen Komplex separat bzw. paarweise während der aufeinanderfolgenden Versuchstage auf das Tier wirken. (Differenzierungsversuche.)

Die Ergebnisse waren folgende:

1. Bei der Versuchsanordnung, bei der bloss der zum offenen Ausgang führende Gang beleuchtet war und die beiden Fenster leer und dunkel blieben, lief der Hund direkt zum offenen Ausgang (Versuche 226 bis inkl. 235).

   Der beleuchtete Gang allein diente also als richtungbestimmender Faktor.

2. Bei der Versuchsanordnung, bei der bloss das Fenster mit der darin aufgestellten photographischen Aufnahme des Prismas auf der Seite zum offenen Ausgang beleuchtet war und das andere Fenster und beide Gänge unbeleuchtet blieben, lief der Hund direkt zum offenen Ausgang (Versuche 236 bis inkl. 255).

---

1) In unserem Fall eine kinästhetisch-motorische Assoziation, zum Beispiel immer nach links zu laufen (der Hund Nr. 1 und andere, vgl. Tabelle).

2) Vgl. meine Arbeiten in Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 316 und ebenda Bd. 158 S. 415.

Das beleuchtete Fenster mit der darin aufgestellten photographischen Aufnahme des Prismas allein diente also als richtungbestimmender Faktor.

3. Wenn bloss das eine leere (ohne die photographische Aufnahme) Fenster beleuchtet war, so diente es ebenfalls als richtungbestimmender Faktor (Versuche 256 bis inkl. 259).
4. Bei der Versuchsanordnung, bei der der Gang auf der Seite zum offenen Ausgang und das leere Fenster auf der anderen Seite beleuchtet waren, lief das Tier ausnahmslos zum offenen Ausgang (Versuche 261 bis inkl. 266).

   Der relativ schwächer beleuchtete aber grössere Raum (Gang) erwies sich also wirksamer als der kleinere, relativ stärker beleuchtete Raum (Fenster).
5. Schliesslich blieben bei der letzten Versuchsanordnung beide Gänge dunkel, und beide Fenster waren beleuchtet. Dabei war die photographische Aufnahme des Prismas im Fenster auf der zum offenen Ausgang führenden Seite aufgestellt. In diesem Falle blieb der Hund desorientiert (Versuche 260, 267 bis inkl. 275).

Dieses letztere Ergebnis beweist, dass die photographische Aufnahme eines 6 cm hohen Prismas für den Hund nicht als richtungbestimmender Faktor diente. Dieser optische Reiz erwies sich hiermit als zu schwach, um die Aufmerksamkeit des Hundes zu fesseln und zur Ausbildung der optisch-motorischen Assoziationen verwertet zu werden.

Dieser Befund, gemeinsam mit der Tatsache, dass die Hunde in der ganzen Versuchsserie selbst die relativ leichten optisch-motorischen Assoziationen (Beleuchtung — offener Ausgang; Dunkelheit — abgesperrter Ausgang) gar nicht bzw. nur schwer und erst nach einer längeren Zeit auszubilden vermochten, liess mich vermuten, dass möglicherweise die allgemeine Anordnung der ganzen Versuchsserie dem psycho-physiologischen Mechanismus der Hunde schlecht angepasst worden war.

Der Hund ist ein Bewegungstier, das in verwildertem Zustand seine Beute, gleichfalls wie seine nahen Verwandten, die Wölfe, in ausgedehnten Landstrichen hetzt.

Im Zusammenhange damit stünde möglicherweise die Ausbildung der Augen, die bloss für das Grosse, von fern Sichtbare, besonders rezeptionsfähig wären. Auch die Aufmerksamkeit würde auf das gleiche eingestellt.

Wenn diese Vermutung richtig wäre, so würde das Laufen im engbeschränkten Raum (Versuchskäfig), wo der Hund sich kaum umdrehen konnte, seinen Lebensgewohnheiten und der vererbten Anlage durchaus widersprechen. Auch seine Aufmerksamkeit könnte nicht durch einen kleinen Gegenstand (6 cm grosser Kegel usw.) gefesselt werden. Wenn aber die Hunde von Haus aus befähigt wären, die einfachen Figuren wahrzunehmen, voneinander zu unterscheiden und mit deren bildlichen Reproduktionen zu identifizieren, so müsste sich dies bei einer ihrer Natur besser angepassten Versuchsanordnung zeigen.

Diese Überlegung führte mich zum Ausführen der zweiten Versuchsserie.

Zweite Versuchsserie.

Die zweite Versuchsserie bezweckte, die Versuche der ersten Serie in einem grösseren Raum und unter Anwendung grösserer Figuren zu wiederholen.

Dabei änderte ich die Methode in dem Sinne ab, dass, wenn ich in der vorangehenden Versuchsserie nach der Methode des fortschreitenden einwirkenden Reizkomplexes (bzw. nach der Methode des sukzessiven Ausschaltens der nicht obligatorischen Reize) arbeitete, ich nunmehr das umgekehrte Verfahren einschlug.

Dieses Verfahren[1]), das ich als die Methode des steigenden Kompliziertwerdens des einwirkenden Reizkomplexes bzw. als die Methode des sukzessiven Einschaltens der nicht-obligatorischen Reize bezeichnen möchte, bestand darin, dass der Hund lernen sollte, zunächst bloss zwischen einem leeren Raum und einem Raum mit einer darin aufgestellten Figur zu unterscheiden.

Sobald dies erreicht war, beabsichtigte ich, in jedem von zwei Räumen je eine Figur aufzustellen, und zwar eine schon bekannte und eine unbekannte, jedoch mit einer jener gleichen Oberfläche.

Wenn nun der Hund zwischen diesen beiden Figuren ohne weiteres unterscheiden und die richtige als solche erkennen würde, so wollte ich zum Schluss die beiden Figuren durch deren bildliche Reproduktion ersetzen, um feststellen zu können, ob der Hund auch jetzt zwischen beiden Bildern zu unterscheiden würde.

---

1) Das gleiche Verfahren empfiehlt neuerdings auch Watson (Watson, Behavior 1914 p. 70).

Die Versuchsanordnung war folgende:

In einem grossen dunklen Kellerraum, dessen Länge ca. 8 m, Breite über 2,5 m und Höhe ca. 3 m betrug, wurde in einer Entfernung von 6,5 m von der Wand, in der die Tür (M) sich befand, eine 1,25 m hohe Scheidewand errichtet (Fig. 43 Abb. I AB).

In einer Entfernung von 1,5 m von der Scheidewand wurden auf den beiden Seiten die 1 m hohen Wände EF nnd HG derart

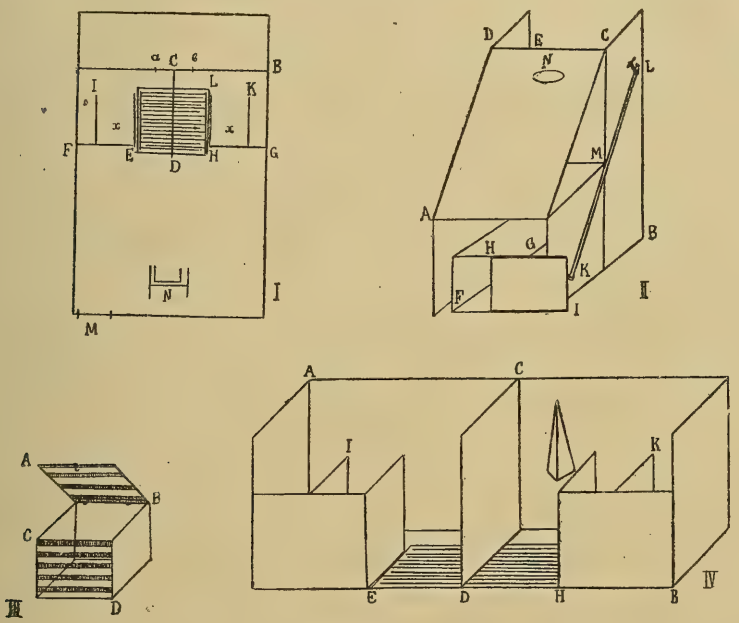


Fig. 43.

befestigt, dass zwischen beiden ein 1 m breiter Eingang in den Raum $ABGF$ zurückblieb. Der letztere wurde durch die Scheidewand CD in die zwei Teile ($ACDF$ und $CBGD$) getrennt.

In jeder der zwei zuletzt genannten Abteilungen wurden die boden- und deckenlosen Käfige JG bzw. HK aufgestellt; beide Käfige bestanden bloss aus den Seiten- und Hinterwänden; die Vorderwand fehlte.

Auf dem Boden des Ganges EL, der durch die obenerwähnte Scheidewand CD in zwei Teile getrennt war, wurde das schon in der ersten Serie beschriebene Brett mit der elektrischen Leitung untergebracht. Die ganze Anordnung zeigt perspektivisch die Fig. 43 Abb. IV; alle Wände waren mit schwarzem Seidenpapier austapeziert.

In einer Entfernung von ca. 4,5 m von beiden Versuchskäfigen wurde ein Unterstand für den Beobachter montiert (Fig. 43 Abb. I *N*). Dieser Unterstand bestand aus einem vorn offenen Kasten *MAJ*, an dem zwei Bretter *CB* und *DE* festgenagelt worden waren. Durch einen Pappendeckelschirm (*AC*), in dem ein Guckloch *N* ausgeschnitten worden war, blieb der zwischen beiden Brettern *DE* und *CD* stehende Beobachter dem Versuchshunde verdeckt.

In den Kasten *AMJ* war von vorn ein Vorkäfig *FG* hineingeschoben. Die Vorkäfigtür (*HJ*) konnte durch die Stange *LK* aufgemacht werden. Zum Unterstand des Beobachters führte die Leitung vom Brett *EL* (Fig. 43 Abb. I), so dass dem Hunde vom Unterstand *N* aus (Fig. 43 Abb. I) ein elektrischer Schlag versetzt werden konnte.

Der Boden des Versuchsraumes war asphaltiert; nach jedem Versuche wurde derselbe mit Seifenwasser und das Leitungsbrett mit Äther sorgfältigst gewaschen. Der Versuchsraum war mit einer einer 100kerzigen Lampe von oben beleuchtet.

Als Reiz dienten mir zwei gleich weiss gestrichene Figuren, eine Pyramide und ein quadratisches Prisma. Die Dimensionen der Figuren waren: beider Höhe 70 cm; die Seite der Grundfläche der Pyramide 20 cm; die Seite der Grundfläche des Prismas 10,1 cm.

Die Mantelfläche beider Figuren war also gleich.

Von jeder Figur liess ich bloss zwei Seiten herstellen, um die Figuren nach Belieben in einer der beiden Abteilungen *a* bzw. *b* (Fig. 43 Abb. I), dicht an die Wand anliegend, aufhängen zu können. (Vgl. auch Fig. 43 Abb. IV.)

Bei meinen Versuchen benutzte ich zunächst bloss die Pyramide, die in einer der Abteilungen aufgehängt war (die Reihenfolge siehe oben); in der gleichen Abteilung war der Napf mit Futter aufgestellt. In der zweiten leeren Abteilung war ebenfalls ein Napf mit dem gleichen Futter untergebracht, mit dem Unterschied, dass der Napf in einem Kasten, dessen Deckel (*AB*) und Vorderwand (*CD*) aus einzelnen Latten bestand (Fig. 43 Abb. III), hineingegeben wurde. Das Futter war also in der Abteilung, in der sich keine Figur befand, für den Hund unzugänglich. Indessen strömte der Futtergeruch aus den beiden Abteilungen dem Hunde entgegen.

Die Versuche wurden an den zwei Hunden (Nr. 1 und 2) der ersten Versuchsserie ausgeführt.

Der Verlauf jedes einzelnen Versuches, der täglich um 10 Uhr vormittags stattfand, war folgender:

Nachdem das dem Hunde zugängliche Futter und die Figur in der einen Abteilung und das in dem Kasten eingeschlossene Futter in die andere Abteilung (bei *x* Fig. 43, Abb. I) untergebracht worden waren, wurde der Hund, der bloss einmal in 24 Stunden, und zwar beim Versuche, zu fressen bekam, in den Vorkäfig (*N* Fig. 41 Abb. I) gesetzt. Der Beobachter, die einzige im Versuchsraum vorhandene Person, stellte sich hinter den Schirm *A C* (Fig. 43 Abb. II) und durch einen Griff auf die Stange *L K* (Fig. 43 Abb. II) liess er den Hund los. Lief nun der Hund falsch, betrat er also den Gang, der zur leeren (das heisst ohne Figur) Abteilung führte, so bekam der Hund einen elektrischen Schlag. Lief er aber richtig, so bekam er keinen Schlag. Nachdem der Hund gleich oder auf Umwegen die richtige Abteilung (also mit der Figur) erreicht hatte, erlaubte man ihm, nach Belieben zu fressen. Zum Schluss wurde der Hund aus dem Versuchsraum entfernt. Der Beobachter maass inzwischen mit der Sekundenuhr die Zeit, die vom Moment des Loslassens des Hundes aus dem Vorkäfig bis zum Erreichen der richtigen Abteilung verflossen war.

Alle übrigen Versuchsbedingungen blieben gleich jenen der ersten Serie. Die Tabelle 18 zeigt die Versuchsresultate.

Tabelle 18.

Py bedeutet die Pyramide; alle anderen Erklärungen s. Tabelle 17.

Nummer des Versuches	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
1	*S*	*Py*	*l*				*S*	*Py*	*l*			
2	*S*	„	*r*				*S*	„	*r*			
3		„	*l*					„	*l*			
4		„	*l*					„	*l*			
5		„	*r*	*l*	—			„	*r*	*l*	—	
6		„	*r*	*l*	—	18		„	*r*	*l*	—	27
7		„	*l*	*l*	+	8		„	*l*	*l*	+	ca. 15
8		„	*r*	*l*	—	7		„	*r*	*l*	—	12
9		„	*r*	*l*	—	6		„	*r*	*l*	—	10
10		„	*l*	*l*	+	3		„	*l*	*l*	+	7
11		„	*r*	*l*	—	6		„	*r*	*l*	—	7
12		„	*l*	*l*	+	2		„	*l*	*r*	—	11
13		„	*l*	*l*	+	ca. 2		„	*l*	*l*	+	3
14	*S*	„	*r*	*l*	—	?	*S*	„	*r*	*l*	—	7
15	*S*	„	*r*	*l*	—	7	*S*	„	*r*	*l*	—	11
16		„	*l*	*l*	+	9		„	*l*	*l*	+	9
17	*S*	„	*r*	*l*	—	11		„	*r*	*r*	+	9

Tabelle 18 (Fortsetzung).

Nummer des Versuchs	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
18		*Py*	*l*	*l*	+	9	*S*	*Py*	*l*	*r*	—	22
19		„	*l*	*l*	+	11		„	*l*	*l*	+	16
20	*S*	„	*r*	*l*	—	17		„	*r*	*r*	+	28
21		„	*l*	*l*	+	9		„	*l*	*l*	+	12
22		„	*r*	*l*	—	?		„	*r*	*r*	+	13
23	*S*	„	*l*	*r*	—	13		„	*l*	*l*	+	11
24		„	*l*	*l*	+	9	*S*	„	*l*	*r*	—	11
25	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*r*	*l*	—	?
26		„	*r*	*r*	+	18		„	*r*	?	?	?
27	*S*	„	*l*	*r*	—	18		„	*l*	?	?	?
28		„	*r*	*r*	+	10		„	*r*	*r*	+	142
29	*S*	„	*r*	*l*	—	12		„	*r*	*r*	+	74
30		„	*l*	*l*	+	13		„	*l*	*l*	+	66
31		„	*r*	*r*	+	10		„	*r*	*r*	+	35
32		„	*l*	*l*	+	10		„	*l*	*l*	+	50
33	*S*	„	*l*	*r*	—	13		„	*l*	*l*	+	29
34		„	*r*	*r*	+	11		„	*r*	*r*	+	21
35		„	*r*	*r*	+	12		„	*r*	*r*	+	20
36		„	*l*	*l*	+	10		„	*l*	*l*	+	36
37	*S*	„	*r*	*l*	—	12		„	*r*	*r*	+	21
					Pause von 7 Tagen.							
38		*Py*	*l*	*l*	+	13		*Py*	*l*	*l*	+	64
39		„	*l*	*l*	+	43		„	*l*	*l*	+	47
40		„	*r*	*r*	+	38		„	*r*	*r*	+	21
41	*S*	„	*l*	*r*	—	17	*S*	„	*l*	*r*	—	28
42		„	*r*	*r*	+	23		„	*r*	*r*	+	64
43		„	*l*	*l*	+	34		„	*l*	*l*	+	36
44		„	*l*	*l*	+	17		„	*l*	*l*	+	20
45	*S*	„	*r*	*l*	—	22		„	*r*	*r*	+	30
46	*S*	„	*r*	*l*	—	39		„	*r*	*r*	+	29
47	*S*	„	*l*	*r*	—	39		„	*l*	*l*	+	16
48		„	*r*	*r*	+	22	*S*	„	*r*	*l*	—	61
49		„	*r*	*r*	+	13		„	*r*	*r*	+	26
50	*S*	„	*l*	*r*	—	19		„	*l*	*l*	+	17
51		„	*r*	*r*	+	17		„	*r*	*r*	+	19
52	*S*	„	*l*	*r*	—	27		„	*l*	*l*	+	19
53		„	*l*	*l*	+	45		„	*l*	*l*	+	17
54	*S*	„	*r*	*l*	—	57		„	*r*	*r*	+	19
55		„	*r*	*r*	+	75		„	*r*	*r*	+	15
56		„	*l*	*l*	+	206		„	*l*	*l*	+	14
57		„	*r*	*r*	+	76		„	*r*	*r*	+	14
58	*S*	„	*l*	*r*	—	105		„	*l*	*l*	+	14
59		„	*l*	*l*	+	83		„	*l*	*l*	+	13
60		„	*r*	*r*	+	64		„	*r*	*r*	+	8
61		„	*l*	*l*	+	36		„	*l*	*l*	+	7
62		„	*r*	*r*	+	30		„	*r*	*r*	+	11
63		„	*l*	*l*	+	35		„	*l*	*l*	+	9
64		„	*l*	*l*	+	16		„	*l*	*l*	+	6
65		„	*r*	*r*	+	23		„	*r*	*r*	+	9
66		„	*r*	*r*	+	23		„	*r*	*r*	+	6
67		„	*l*	*l*	+	17		„	*l*	*l*	+	9

Tabelle 18 (Fortsetzung).

Nummer des Versuchs	Hund Nr. 1						Hund Nr. 2					
	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden	Schlag	Wirksamer Reiz	Von welcher Seite wirkt der Reiz	Bewegungsrichtung	Reaktion auf den Reiz	Zeit in Sekunden
68		*Py*	*r*	*r*	+	26		*Py*	*r*	*r*	+	5
69		„	*r*	*r*	+	18		„	*r*	*r*	+	5
70		„	*l*	*l*	+	17		„	*l*	*l*	+	6
71	*S*	„	*r*	*l*	—	25		„	*r*	*r*	+	4
72		„	*l*	*l*	+	17	*S*	„	*l*	*r*	—	11
73		„	*l*	*l*	+	15		„	*l*	*l*	+	6
74	*S*	„	*r*	*l*	—	19		„	*r*	*r*	+	8
75		„	*r*	*r*	+	8		„	*r*	*r*	+	9
76		„	*l*	*l*	+	9		„	*l*	*l*	+	7
77		„	*r*	*r*	+	6		„	*r*	*r*	+	6
78	*S*	„	*l*	*r*	—	11	*S*	„	*l*	*r*	—	12
79		„	*l*	*l*	+	8		„	*l*	*l*	+	10
80	*S*	„	*r*	*l*	—	15		„	*r*	*r*	+	12
81	*S*	„	*l*	*r*	—	16		„	*l*	*l*	+	9
82		„	*r*	*r*	+	22		„	*r*	*r*	+	10
83	*S*	„	*l*	*r*	—	17		„	*l*	*l*	+	5
84	*S*	„	*l*	*r*	—	11		„	*l*	*l*	+	8
85		„	*r*	*r*	+	18		„	*r*	*r*	+	8
86		„	*r*	*r*	+	6	*S*	„	*r*	*l*	—	17
87		„	*l*	*l*	+	7		„	*l*	*l*	+	8
88	*S*	„	*r*	*l*	—	9		„	*r*	*r*	+	11
					Pause von 58 Tagen [1]).							
89		*Py*	*r*	*r*	+	13		*Py*	*r*	*r*	+	23
90	*S*	„	*l*	*r*	—	11		„	*l*	*l*	+	16
91		„	*r*	*r*	+	17		„	*r*	*r*	+	13
92	*S*	„	*l*	*r*	—	12		„	*l*	*l*	+	10
93		„	*l*	*l*	+	7		„	*l*	*l*	+	13
94		„	*r*	*r*	+	12		„	*r*	*r*	+	11
95	*S*	„	*r*	*l*	—	11		„	*r*	*r*	+	10
96		„	*l*	*l*	+	9		„	*l*	*l*	+	11
97	*S*	„	*r*	*r*	—	7	*S*	„	*r*	*l*	—	?
98		„	*l*	*l*	+	5	*S*	„	*l*	*r*	—	?
99		„	*l*	*l*	+	9		„	*l*	*l*	+	95
100	*S*	„	*r*	*l*	—	11	*S*	„	*r*	*l*	—	61
101		„	*l*	*l*	+	15	*S*	„	*l*	*r*	—	?

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, machte der Hund Nr. 1 nach 101 Versuchen keine nennenswerten Fortschritte, das heisst dieser Hund erlernte nicht, zwischen zwei Abteilungen, deren eine leer blieb, deren andere durch eine 70 cm hohe weisse Pyramide

1) Dass die Pause von 58 Tagen keinen merklichen Einfluss auf das erworbene Verhalten des Hundes ausgeübt hatte, bewies unter anderen auch folgende Tatsache. Nach Verlauf von 6 Monaten abermals in dem gleichen Raum und bei einer nur wenig abweichenden Versuchsanordnung untersucht, zeigte der nämliche Hund das gleiche Verhalten, wie bei den oben beschriebenen Versuchen.

markiert war, zu unterscheiden. Der Hund Nr. 2 zeigte scheinbar Fortschritte; er lief nämlich vom 28. Versuch an meistens richtig, so dass während der nächstfolgenden 67 Versuche (Nr. 28 bis inkl. 94) das Tier bloss 5 mal die falsche Richtung eingeschlagen hatte. Es war aber auffallend, dass das Verhalten dieses Hundes stets schwankend blieb. Der Hund versuchte zumeist, zunächst die falsche Abteilung zu betreten, dann machte er kehrt, beschnüffelte alle Wände und schlug schliesslich zögernd den richtigen Weg ein.

Um nun zu prüfen, ob hier nicht etwaige störende Geruchsreize statt des optischen Reizes (Pyramide) mit im Spiele seien, entfernte ich in den letzten 7 Versuchen (Nr. 95 bis inkl. 101) den Kasten, in dem das Futter in der leeren Abteilung eingeschlossen war. Der Hund zeigte nun vollkommene Desorientierung.

Ich musste also schliessen, dass der Hund Nr. 2 bei der Ausbildung seiner motorischen Gewohnheit sich nicht von den optischen (Pyramide), sondern von den osmatischen (Geruch des Kastens) Rezeptionen leiten liess. Die beiden Hunde haben sich also als unfähig erwiesen, zu erlernen, sich nach der Pyramide bei ihren Bewegungen zu orientieren.

Zusammenfassung.

Die Versuche beider Serien haben als positives Resultat bloss so viel ergeben, dass die Hunde zwischen einem beleuchteten und einem dunklen Gang unterscheiden können.

Als negatives Ergebnis konnte ich feststellen, dass bei meiner Versuchsanordnung die Hunde nicht einmal fähig waren, zu erlernen, zwischen einer leeren schwarzen Wand und einer schwarzen Wand mit einer 70 cm hohen weissen Pyramide zu unterscheiden.

Die Ergebnisse meiner Versuche stimmen also gut mit den älteren Beobachtungen von A. v. Humboldt (siehe oben) wie den neuesten von Johnston[1]) überein.

---

1) Dass das Gesicht eine nicht allzu grosse Rolle im Leben der Hunde zu spielen scheint, beweisen die Versuche von Johnston insofern, als er keinen nennenswerten Unterschied im Verhalten von blinden und sehenden Hunde beim Erlernen eines Vexierkastens gefunden hat. (H. M. Johnston, Audition and Habit-Formation in the Dog. Animal Behavior Mon. vol. 2 no. 8.) Auch die Beschaffenheit des Akkommodationsapparates spricht dafür, dass das Formensehen bei den Hunden nicht von einer besonderen Bedeutung sein kann. Wenigstens schreibt F. Schenck folgendes über diesen Gegenstand: „Die Akkommodation fehlt ganz oder ist nur unvollkommen entwickelt bei Tieren mit nächtlicher Lebensweise, bei Raubtieren, überhaupt bei Tieren, bei denen genaues Formen-

Wie die negativen Ergebnisse meiner Versuche wiederum gegenüber den positiven Resultaten anderer Forscher (Lubbock, Orbelli[1]) u. a.) zu erklären sind, weiss ich nicht.

Ich möchte bloss bemerken, dass die Methode von Lubbock durchaus unzuverlässig war.

Was nun die neueren Versuche von Orbelli, die nach der Pawlow'schen Methode ausgeführt worden waren, betrifft, so wäre zu betonen, dass auch die Versuche über die akustischen Rezeptionen der Hunde, die nach dieser Methode gemacht worden waren, keine Bestätigung seitens anderer Forscher gefunden haben[2]).

Es ist auf Grund dieser neuesten Befunde zu zweifeln, ob überhaupt die Pawlow'sche Methode für die Untersuchungen über die feinere psycho-physiologische Sinnestätigkeit der Tiere tauglich sei[3]).

Es bedarf weiterer sorgfältiger Untersuchungen, um nachzuprüfen, ob in dieser Methode, deren grosser Mangel schon darin besteht, dass die Tiere verwundet und gefesselt sein müssen, nicht eine noch weitere Fehlerquelle steckt.

2. Untersuchungen über den Werdegang rezeptorisch-motorischer Gewohnheiten.

Das Problem der Entstehung von rezeptorisch-motorischen Assoziationen kann von zweierlei Gesichtspunkten aus — abgesehen natürlich von der prinzipiellen Frage, ob einem Tier überhaupt die Fähigkeit der Assoziationsbildung zukommt — in Angriff genommen werden.

Entweder will man die Rezeptionsfähigkeit für Reize, auf die das Tier durch angeborene motorische Reaktion, also von vornherein, nicht reagiert, feststellen. Derartige Untersuchungen bezwecken das Prüfen der Sinnestätigkeit der Tiere; deren Resultate gestatten uns, eine ungefähre Vorstellung zu gewinnen, für welche Reize der Umwelt das Tier empfänglich sein kann. Unser Bild vom Umfang der

---

sehen für die Ernährung oder die Flucht vor Feinden keine so beträchtliche Rolle spielt als das Erkennen von Bewegungen (z. B. bei Hunden, Katzen, Kaninchen)." (F. Schenck, Der Gesichtssinn. Handb. d. Physiol., herausgeg. von W. Nagel Bd. 3 S. 68. 1905.)

1) Vgl. z. B. Yerkes and Morgulis, The Method of Pawlow in Animal Psychology, Psychol. Bull. vol. 6. 1909, und Watson, Behavior p. 363 ff. 1914.

2) Vgl. H. M. Johnston, l. c.

3) Vgl. auch die kritischen Betrachtungen über diese Methode in Watson, Behavior p. 65—68. 1914.

rezeptorischen Sphäre eines Tieres, das wir auf Grund der Beobachtung seiner angeborenen Reaktionen gewonnen haben, wird erweitert und vervollständigt. Hiermit gewinnen wir auch einen weiteren Einblick in die Aktionssphäre des Tieres. Denn wir haben nicht nur jene Reize kennengelernt, auf die das Tier von Geburt an mit Notwendigkeit reagieren muss, sondern auch die Reize, auf welche dasselbe unter Umständen reagieren kann. In diesen Fällen hat der Vorgang der Assoziationsbildung bloss methodologische Bedeutung; von prinzipiellem Interesse ist bloss das Endstadium des ganzen Vorganges, das ist das Resultat in Hinsicht auf die Sinnestätigkeit.

Oder aber es kann in einer anderen Untersuchungsreihe der Vorgang der Entstehung von rezeptorisch-motorischen Assoziationen als Problem an und für sich betrachtet werden. Dies sind eben Untersuchungen über das Erwerben von neuen motorischen Gewohnheiten; vom Standpunkte des tieferen Verständnisses der „tierischen Handlungen" kommt diesen Untersuchungen die grösste Bedeutung zu. Die Forderungen, die man an derartige Untersuchungen vom methodologischen Standpunkte aus stellen muss, sind vielerlei.

Als Hauptforderung scheint mir indessen die Durchführung der Versuche vom Anfang bis zum Ende in einem Zuge zu sein. Denn bloss bei Erfüllung dieser Forderung können wir sämtliche Stadien des Werdeganges einer motorischen Gewohnheit, das heisst Entstehen — Fortdauer — Vergehen, verfolgen.

Die Methode der rapiden Erzeugung der rezeptorisch-motorischen Assoziationen als die zuverlässigste unter den bisher bekannten Methoden zum vollständigen Untersuchen der motorischen Gewohnheit findet auch ihre biologische Begründung.

Unter normalen Lebensbedingungen — in der freien Natur — ist das Tier gezwungen zu lernen, denn da die Umgebung nie konstant bleibt, muss das Tier neue Änderungen durch Erfahrung rasch kennenlernen, wenn dasselbe und seine Nachkommenschaft nicht elend verschmachten sollen.

Diese Überlegungen lagen meinen Untersuchungen über rapide Erzeugung der rezeptorisch-motorischen Assoziationen zugrunde.

Die Idee, welche meine wie überhaupt derartige Versuche leitete, bestand darin, dass ich das Tier entweder in eine ungünstige Lebenslage brachte, aus der dasselbe tunlichst rasch einen Ausweg finden sollte. Oder aber ich versetzte das Tier in eine ihm nicht ganz zusagende Lage; wollte aber das Tier seine Lage verbessern

und erwählte dasselbe eine günstigere Lage, so machte ich ihm künstlich die letztere unerträglich und zwang es, die frühere ungünstige Lage wieder einzunehmen. Es musste sich also nunmehr eine neue Gewohnheit ausbilden, die ich bequem studieren konnte. Als Versuchstiere dienten mir Fische, Mäuse und Vögel; schon früher führte ich eine Arbeit an Insekten aus, die in diesen Rahmen gut passen würde [1]).

Selbstverständlich konnte ich nicht mit einem Male sämtliche Forderungen erfüllen, die ich an derartige Untersuchungen gestellt hatte. Diese Forderungen bestanden, wie erinnerlich, im lückenlosen Verfolgendes ganzen Werdeganges (Entstehen — Fortdauer — Vergehen) einer Gewohnheit.

Im folgenden will ich meine Versuche in der nach meiner Meinung ansteigenden methodologischen Vervollkommnung beschreiben.

Fische.

Die Versuche an Fischen, und zwar Goldfischen, wurden auf der Eigenschaft der pelagischen Fischarten begründet, dass dieselben im allzu seichten Wasser ungern verbleiben und die Tiefe aufsuchen. Dieser Zug im Verhalten der Tiere lässt sich nicht schwer auch im Freien beobachten.

Die Beobachtung der Fische wie auch anderer Tierklassen hinsichtlich der Frage, welches ökologische Gebiet den Tieren zusagt, und welches denselben widerwärtig ist, bzw. nur ausnahmsweise und unter besonderen Bedingungen vorübergehend entspricht, führt zum Aufstellen eines allgemeinen Kriteriums, das festzustellen erlauben würde, ob ein ökologisches Gebiet dem Tier eigen oder bloss von demselben ausnahmsweise und unter besonderen Bedingungen vorübergehend erwählt worden sei. Wenn nämlich ein ökologisches Gebiet bloss ausnahmsweise und vorübergehend erwählt worden war, so bleibt das Tier unter dem Einflusse eines plötzlich einwirkenden starken Reizkomplexes nicht daselbst, sondern sucht ein neues Gebiet auf, in dem es beständig sich aufzuhalten pflegt. Mit anderen Worten, ein „erschrockenes Tier“ sucht dasjenige Gebiet zu erreichen, das ihm als beständiger Wohnraum dient. Um auf die Fische zurückzukommen, beobachtet man öfters an sonnigen Sommertagen ganze Schwärme von Fischen, die nahe der Wasseroberfläche bzw. im seichten

1) „Änderung des Phototropismus bei Küchenschaben durch Erlernung.“ (Vorläufige Mitteilung in Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 132) und die gleiche vollständige Arbeit im Journal of Animal Behavior vol. 2 p. 81 (Modification of the innate Behavior of Cockroaches).

Wasser spielen. Es genügt aber, einen Stein herabzuwerfen, und blitzschnell ziehen sich die Tiere ins tiefere Gewässer ihres ständigen Wohngebietes zurück. Weitere Beispiele für diese Regel finden wir noch unten im Laufe unserer Betrachtungen.

Nach vielen misslungenen Versuchen erwies sich die eine der Labyrinth-Methode basierte Versuchsanordnung als zweckmässig.

Der Apparat war folgendermaassen zusammengesetzt: In einer Glaswanne (19 × 31 cm, bei Wasserstand 16 cm) wurde ein längliches rechtwinkliges Gefäss aus verzinktem Blech auf ein Einmachglas derart gestellt, dass der Wasserstand der Blechwanne 1,5—2 cm

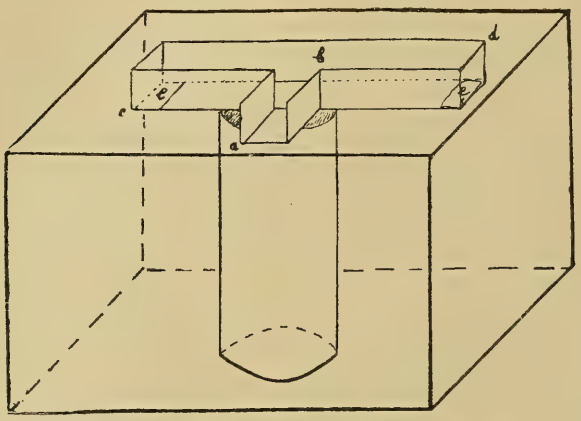


Fig. 44. Versuchsanordnung zum Untersuchen der Ausbildung motorischer Gewohnheiten bei Fischen. (Nähere Erklärung im Text.)

(Fig. 44 *c d*) betrug. Diese Tiefe war aber gerade genügend, um dem durchschnittlich 5 cm langen, einjährigen Goldfisch ein noch beinahe freies Schwimmen zu ermöglichen. (Vgl. Fig. 44.)

Die Dimensionen der Blechwanne waren: Länge 26,5 cm, Höhe 5 cm und Breite 7 cm. In der Mitte der Vorderwand der Blechwanne wurde ein Fenster der Art ausgeschnitten, dass nunmehr ein Vorhof in der Form einer Wanne aus verzinktem Blech ohne Vorder- und Hinterwand 4 cm lang, 3,5 cm breit befestigt war. (Fig. 44 *a b*).

Im Boden der Blechwanne wurden zwei 6 cm breite und 4 cm lange Fenster ausgeschnitten (*e* und e_1 Fig. 44); je ein Fenster konnte mit einer Glasplatte abgesperrt werden; bei jedem Versuche war stets das gleiche Fenster geschlossen, während das andere immer offen blieb. Die Glasplatte wurde derart zugeschnitten, dass zwischen Fenster- und Glasplattenrändern auf einigen Stellen mitunter relativ

breite Spalten freiblieben. Diese Einrichtung bezweckte, auch im abgesperrten Gang der Blechwanne freie Wasserzirkulation zu gewähren.

Wie schon die Beschreibung des Apparates vermuten lässt, bestand die Idee des Versuches darin, dass der in den Vorhof *ab* (Fig. 44) gesetzte Fisch erlernen sollte, nach dem offenen Fenster zu schwimmen, um das tiefe Wasser zu erreichen. Es sollte also eine Gewohnheit auf Grund der Ausbildung von kinästhetisch-motorischen Assoziationen erzeugt werden. Gewisse Schwierigkeiten bot anfangs das Aufsetzen der Tiere in den Vorhof, ohne letztere aus dem Wasser herausnehmen zu müssen. Folgendes Verfahren erwies sich als zweckentsprechend.

Es wurde ein Fangnetz (4 cm tief, 6 cm im Durchmesser) aus engmaschigem Drahtnetz konstruiert. Nachdem ich den Fisch im Netze hatte, fuhr ich vorsichtig mit der Netzöffnung gegen die Wand der Glaswanne. Daraufhin hob ich das Netz bis zum Wasserrand empor, und gleichzeitig drehte ich dasselbe mit der Öffnung aufwärts. Der Fisch konnte auf diese Weise nicht mehr entschlüpfen und blieb doch die ganze Zeit im Wasser. Um nun den Fisch in den Vorhof zu setzen, näherte ich das Netz dem Vorhofeingang und drehte dasselbe wiederum derart um 90 °, dass nunmehr die Netzöffnung gegen den Vorhofeingang hin zu liegen kam. Schliesslich wartete ich, bis der Fisch von selbst bzw. durch leise, richtende Bewegungen mit dem Netz in den Vorhof kopfwärts hineinschwamm.

Die Versuche fanden zwischen 11—3 Uhr nachmittags statt.

Der Verlauf eines einzelnen Versuches war folgender:

Nachdem die Glaswanne mit dem Wasser von gleicher Temperatur und Beschaffenheit wie das Wasser des Wohnaquariums gefüllt worden war, setzte ich dass Versuchstier ins Versuchsaquarium, wo am Boden der Glaswanne sich auch einige Tubifex[1]) (Futter) befanden, und liess das Tier eine Zeitlang (15—20 Minuten) ungestört umherschwimmen.

Eines der Fenster in der Blechwanne war abgesperrt; das andere Fenster blieb offen.

Nach Verlauf dieser Zeit setzte ich mich an den Tisch mit dem Versuchsaquarium und begann zu experimentieren.

In der oben beschriebenen Weise setzte ich den Fisch kopfwärts in den Vorhof. Das Tier schwamm entweder zum offenen oder aber

1) Tubifex waren unregelmässig auf dem Boden verteilt.

anfangs zum abgesperrten und dann schliesslich zum freien Ausgang. Je nach Umständen blieb der Fisch von einigen Sekunden bis etwa einer halben Minute in der Blechwanne, um daraufhin ins tiefe Wasser der Glaswanne zu gelangen.

Ich liess nun den Fisch in der Glaswanne in der Regel eine Minute (nach der Uhr gemessen) frei schwimmen, worauf ich das Tier wiederum in den Vorhof sezte usw. Als limes bestimmte ich, dass der Fisch zehnmal hintereinander, das heisst während zehn aufeinanderfolgende Einzelversuche direkt, auf kürzestem Wege zum freien Ausgang schwimmen müsse.

Nachdem der Fisch im Laufe des Versuches fünfmal hintereinander, d. h. während fünf aufeinanderfolgender Versuche schon direkt zum freien Ausgang geschwommen war, entfernte ich nun das Glas, welches das andere Fenster verschloss, und experimentierte weiter bei beiden offenen Ausgängen.

Wenn der Fisch indessen bei den nächsten Versuchen zu dem früher abgesperrten Ausgang schwamm, bedeckte ich wiederum denselben mit dem Glas und begann meine Versuche von neuem.

Wenn aber der Fisch während der obligatorischen zehn Einzelversuche richtig geschwommen war (während der letzten fünf Versuche bei beiden offenen Ausgängen), so verdeckte ich nunmehr bei dem allerletzten Versuche das früher freie Fenster mit dem Glas. Falls der Fisch auch jetzt richtig, also zu dem früher offenen, nunmehr aber abgesperrten Ausgang geschwommen war, betrachtete ich den ganzen Versuch als einen mit positivem Ergebnisse abgeschlossenen.

Ich möchte hier gleich erwähnen, dass acht von elf auf diese Weise untersuchte Fische ein positives Ergebnis zeigten. Was die drei übrigen betrifft, versäumte ich überhaupt, den allerletzten Versuch an dem Fisch A auszuführen. Der zweite Fisch Nr. 8, der ausserdem ein etwas abweichendes Verhalten zeigte, reagierte bei dem allerletzten Versuche falsch, d. h. statt zum abgesperrten schwamm derselbe zum offenen Ausgang. Da aber dieser Fisch zum Schluss der Versuche starke Ermüdung zeigte und sich bei dem allerletzten Versuch in dem Vorhof überhaupt nicht mehr bewegen wollte, so berührte ich denselben mit dem Netzstiel, um ihn zur Fortbewegung zu veranlassen. Das Tier schoss schnell vorwärts in der falschen Richtung. Dieses negative Ergebnis ist selbstverständlich bei derartig grobem Eingreifen meinerseits nicht beweisend; trotzdem zog ich diesen Fisch nicht in den Kreis meiner weiteren

Betrachtungen ein. Schliesslich konnte der dritte von den erwähnten Fischen überhaupt keine Bedingungen des erfolgreichen Erlernens erfüllen. (Siehe darüber unten.)

Um diese Betrachtungen zum Abschlusse zu bringen, muss man noch einen Umstand berücksichtigen.

Es ist ja denkbar, dass einige Tiere von Anfang an einen Ausgang bevorzugen könnten. Wenn dieser Ausgang gerade der nicht abgesperrte sein sollte, so könnte man einen Fisch verblüffend schnell lernen sehen.

Um diese Fehlerquelle zu eliminieren, betrachtete ich die ersten sechs Einzelversuche als Vorversuche. Wenn der Fisch während dieser Versuche ungefähr dreimal falsch und dreimal richtig schwamm, so setzte ich meine Versuche bei gleicher Versuchsanordnung fort. Wenn aber der Fisch während der Vorversuche fünfmal richtig geschwommen war, so hegte ich Verdacht, dass der Fisch von vornherein aus unbekannten Gründen eine Bevorzugung gerade jener Seite, auf welcher der Ausgang offen blieb, an den Tag legte.

In solchen Fällen änderte ich derart die Versuchsanordnung, dass ich nun den bisher freien Ausgang absperrte und den anderen fortan frei liess; daraufhin setzte ich meine Versuche fort, wobei ich bloss die Versuche bei der neuen Versuchsanordnung als definitiv betrachtete.

Diese Vorsichtsmaassregel erwies sich als durchaus berechtigt, wie der Verlauf der Versuche zeigte. Obwohl die Beleuchtung während meines Versuches direkt von vorn kam und auch die anderen Bedingungen beiderseits scheinbar gleich blieben, zeigten die Fische Nr. 2, 6, 7, 8, 9, 10, sobald dieselben in den Apparat gebracht waren, die Neigung, gegen den rechten Ausgang hin zu schwimmen. Falls von Anfang an die Versuchsanordnung eine derartige war, dass der rechte Ausgang gesperrt und der linke offen blieb, konnte ich, unbeachtet der Neigung der diesbezüglichen Fische, nach rechts zu schwimmen, den Versuch fortsetzen. (Nr. 2, 7.)

In jenen Fällen aber, in denen die Versuchsanordnung umgekehrt war, d. h. der rechte Ausgang offen und der linke gesperrt blieb, konnte ich selbstredend den Versuch nicht fortsetzen. Wenn also der Fisch bei rechtem offenen und bei linkem gesperrten Ausgang in den ersten sechs Versuchen zumindestens fünfmal nach rechts schwamm, so betrachtete ich diese ersten sechs Versuche — wie oben erwähnt — als Vorversuche. Unmittelbar darauf änderte ich die Versuchsanordnung

derart, dass nun der rechte Ausgang gesperrt und der linke offen blieb. Bei dieser neuen Versuchsanordnung setzte ich die Versuche fort, ohne eine Pause zwischen dem letzten Vorversuch und dem darauffolgenden ersten definitiven Versuch einzuschalten.

Dieses Verfahren wurde bei den Versuchen an den Fischen Nr. 6, 8, 9, 10 angewendet. (Vgl. auch die Tab. Nr. 19.)

Die übrigen Fische (A, Nr. 1, 3, 4, 5) waren in ihren Bewegungsrichtungen ziemlich indifferent, d. h. sie bevorzugten beim Versuchsanfang weder den linken noch den rechten Ausgang; sie schwammen einmal rechts und einmal wieder links usw.

Die Versuchsergebnisse sind in der nächstfolgenden Tabelle niedergelegt. Dabei ist zu bemerken, dass das +-Zeichen die Bewegungsrichtung auf dem kürzesten Wege vom Vorhof aus bis zum offenen Ausgang bedeutet (vgl. Fig. 47 Abb. III); hingegen bedeutet das —-Zeichen, dass der Fisch zunächst in der Richtung des abgesperrten Ausganges schwamm und dann erst die Richtung gegen den offenen Ausgang einschlug. (Vgl. auch Fig. 47 Abb. I und II.) (Tab. 19.)

Tabelle 19.

Goldfisch A.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen	Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
1	+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.	17	+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.
2	—		18	+	
3	+		19	—	
4	+		20	—	
5	—		21	+	
6	—		22	+	
7	+		23	+	
8	—		24	+	
9	+		25	+	
10	—				
11	—		26	+	Beide Ausgänge offen.
12	—		27	+	
13	—		28	+	
14	+		29	+	
15	+		30	+	
16	+				

Goldfisch Nr. 1.

1	+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.	5	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
2	+		6	+	
3	—		7	—	
4	+		8	—	

Tabelle 19 (Goldfisch Nr. 1. Fortsetzung).

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen	Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
9	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.	28	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
10	+		29	—	
11	—		30	+	
12	—		31	—	
13	—		32	+	
14	—		33	+	
15	—		34	+	
16	—		35	+	
17	+		36	+	
18	+				
19	+		37	+	Beide Ausgänge offen.
20	+		38	+	
21	+		39	+	
22	+		40	+	
23	—		41	+	
24	+				
25	—			+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.
26	—				
27	+				

Goldfisch Nr. 2.

1	—	Linker Ausgang offen, rechter Ausgang abgesperrt.	36	—	Linker Ausgang offen, rechter Ausgang abgesperrt.
2	+		37	+	
3	+		38	+	
4	—		39	+	
5	—		40	—	
6	—		41	—	
7	·		42	+	
8	—		43	—	
9	—		44	+	
10	—		45	—	
11	—		46	+	
12	+		47	+	
13	+		48	+	
14	—		49	+	
15	—		50	+	
16	+		51	+	
17	+		52	—	
18	—		53	·	
19	+		54	·	
20	·		55	+	
21	+		56	+	
22	+		57	+	
23	—		58	+	
24	—		59	+	
25	+				
26	+		60	+	Beide Ausgänge offen.
27	—		61	+	
28	+		62	+	
29	+		63	+	
30	+		64	+	
31	—				
32	—			+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.
33	+				
34	—				
35	—				

Tabelle 19 (Fortsetzung).

Goldfisch Nr. 3.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen	Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
1	+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.	14	+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.
2	—		15	+	
3	—		16	+	
4	+				
5	—		17	+	Beide Ausgänge offen.
6	—		18	+	
7	—		19	+	
8	+		20	+	
9	+		21	+	
10	+				
11	—			+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
12	+				
13	+				

Goldfisch Nr. 4.

1	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.	21	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.
2	—		22	+	
3	+		23	—	
4	—		24	+	
5	+		25	—	
6	+		26	+	
7	+		27	+	
8	+		28	+	
9	+		29	+	
10	+		30	+	
11	+				
12	+		31	+	Beide Ausgänge offen.
13	—		32	+	
14	—		33	+	
15	+		34	+	
16	—		35	+	
17	—				
18	+			+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
19	—				
20	+				

Goldfisch Nr. 5.

1	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.	14	+	Beide Ausgänge offen.
2	—		15	+	
3	+		16	+	
4	—		17	+	
5	—		18	+	
6	+				
7	+				
8	—			+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
9	+				
10	+				
11	+				
12	+				
13	+				

Tabelle 19 (Fortsetzung).

Goldfisch Nr. 6.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
Vorversuche	—	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.
	+	
	+	
	+	
	+	
	+	
1	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
2	+	
3	+	
4	+	
5	+	
6	—	
7	+	
8	+	
9	+	
10	—	
11	+	
12	—	
13	+	
14	+	
15	+	
16	+	
17	+	
18	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
19	+	
20	+	
21	+	
22	+	
23	+	
24	+	
25	+	
26	—	
27	+	
28	+	
29	+	
30	+	
31	+	
32	+	Beide Ausgänge offen.
33	+	
34	+	
35	+	
36	+	
	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.

Goldfisch Nr. 7.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
1	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
2	—	
3	—	
4	—	
5	—	
6	—	
7	—	
8	+	
9	+	
10	—	
11	+	
12	—	
13	+	
14	+	
15	+	
16	—	
17	+	
18	—	
19	+	
20	—	
21	—	
22	+	
23	+	
24	+	
25	+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
26	—	
27	—	
28	+	
29	—	
30	+	
31	—	
32	—	
33	—	
34	+	
35	+	
36	+	
37	+	
38	+	
39	+	Beide Ausgänge offen.
40	+	
41	+	
42	+	
43	+	
	+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.

Tabelle 19 (Fortsetzung).

Goldfisch Nr. 8.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
Vorversuche	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.
	+	
	+	
	+	
	—	
	+	
1	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
2	—	
3	—	
4	—	
5	—	
6	—	
7	—	
8	—	
9	—	
10	—	
11	—	
12	—	
13	—	
14	—	
15	—	
16	—	
17	—	
18	—	
19	—	
20	—	
21	—	
22	—	
23	+	
24	—	
25	—	
26	+	
27	—	
28	+	
29	+	
30	—	
31	—	
32	+	
33	+	
34	—	
35	+	
36	—	
37	—	
38	—	
39	—	
40	+	
41	—	
42	+	
43	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
44	—	
45	—	
46	—	
47	—	
48	—	
49	—	
50	—	
51	—	
52	+	
53	+	
54	—	
55	+	
56	+	
57	+	
58	+	
59	+	
60	—	
61	—	
62	+	
63	—	
64	+	
65	+	
66	—	
Pause von 19 Stunden.		
67	+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
68	+	
69	+	
70	+	
71	—	
72	+	
73	+	
74	+	
75	—	
76	+	
77	+	
78	+	
79	—	
80	+	
81	+	
82	+	
83	+	
84	+	
85	+	
86	—	
87	+	

Tabelle 19 (Goldfisch Nr. 8. Fortsetzung).

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen	Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
88	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.	97	+	Beide Ausgänge offen.
89	+		98	+	
90	+		99	+	
91	—		100	+	
92	+		101	+	
93	+				
94	+			—	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.
95	+				
96	+				

Goldfisch Nr. 9.

Vorversuche	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.	26	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
	+		27	+	
	+		28	—	
	+		29	—	
	+		30	+	
			31	—	
1	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.	32	—	
2	—		33	+	
3	—		34	—	
4	—		35	—	
5	+		36	—	
6	+		37	+	
7	+		38	+	
8	+		39	+	
9	—		40	—	
10	—		41	+	
11	+		42	+	
12	+		43	+	
13	+		44	+	
14	—		45	+	
15	—				
16	—		46	+	Beide Ausgänge offen.
17	—		47	+	
18	+		48	+	
19	+		49	+	
20	—		50	+	
21	+				
22	+			+	Linker Ausgang abgesperrt, rechter Ausgang offen.
23	+				
24	+				
25	—				

Goldfisch Nr. 10.

Vorversuche	+	Rechter Ausgang offen, linker Ausgang abgesperrt.	1	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
	+		2	—	
	+		3	—	
	—		4	—	
	+		5	+	
	+		6	—	

Tabelle 19 (Goldfisch Nr. 10. Fortsetzung).

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
7	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen
8	—	
9	—	
10	+	
11	+	
12	+	
13	+	
14	—	
15	—	
16	+	
17	—	
18	—	
19	+	
20	—	
21	+	
22	—	
23	+	
24	—	
25	+	
26	+	
27	+	
28	+	
29	+	
30	+	
31	—	
32	—	
33	—	
34	—	
35	—	
36	—	
37	+	
38	+	
39	+	
40	+	
41	+	
42	+	
43	+	
44	—	
45	—	
46	+	
47	—	
48	+	
49	+	
50	—	
51	+	
52	—	
53	—	
54	—	
55	+	
56	—	
57	+	
58	+	
59	—	

Pause von etwa 1½ Stunden.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
60	—	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
61	+	
62	—	
63	—	
64	+	
65	+	
66	+	
67	+	
68	—	
69	—	
70	+	
71	+	
72	+	
73	—	
74	—	
75	+	
76	—	
77	—	
78	+	
79	+	
80	—	

Pause von 16 Stunden.

Nummer d. Versuches	Bewegungsrichtung	Bemerkungen
81	+	Rechter Ausgang abgesperrt, linker Ausgang offen.
82	+	
83	—	
84	+	
85	—	
86	—	
87	—	
88	+	
89	—	
90	—	
91	+	
92	+	
93	+	
94	—	
95	+	
96	+	
97	+	
98	—	

Nach dem 98. Versuche wollte der Fisch Nr. 10 sich nicht mehr bewegen. — Nachdem der Fisch ins Wohnaquarium gesetzt worden war, blieb das Tier fast die ganze Zeit in der „Ermüdungsstellung“. Nach dem Verlaufe von 24 Stunden wurde der Fisch tot liegend aufgefunden.

Wie schon oben bemerkt, konnten bloss acht Fische (Nr. 1 bis inkl. 7 und 9) restlos in einem Zug und ohne Unterbrechung die ihnen gestellte Aufgabe befriedigend lösen. Der neunte Fisch A, der ebenfalls den Apparat erlernte, kommt für die weiteren Ausführungen nicht in Betracht. Denn dieser Fisch diente eigentlich als Kontrolltier. Ich wollte nämlich prüfen, ob ein Fisch, der nicht wie alle anderen Versuchstiere kopfwärts, sondern schwanzwärts in den Vorhof gesetzt wurde, trotzdem imstande wäre, den Apparat zu „erlernen". Zu diesem Zwecke verschloss ich den Vorhofeingang, also in der Fläche *a* der Fig. 44, durch eine Wand. Der Fisch wurde nun bei jedem Einzelversuche aus dem Wasser mit dem Netz schnell herausgeholt und mit dem Kopf gegen *a* (Fig. 44) in den Vorhof gesetzt. Um in das Versuchsaquarium zu gelangen, musste sich der Fisch zunächst umdrehen und dann erst den Vorhof verlassen. Obzwar hier die Versuchsbedingungen viel komplizierter waren und neue kinästhetische Reize eingeschaltet wurden, konnte der Fisch dennoch den Apparat erlernen. Da aber in diesem Falle die Versuchsbedingungen abweichend waren, ziehe ich diesen Fisch nicht in den Kreis meiner weiteren Betrachtungen.

Was nun die zwei letzten Fische, die sich unfähig zeigten, den Apparat zu erlernen, anbelangt, so konnte ich den früheren Befund bestätigen, dass die leichte Ermüdbarkeit und die Lernfähigkeit als Antagonisten gegenüberstehen.

Diese Regelmässigkeit in bezug auf die Menschen formulierte Kraepelin in seiner „Arbeitskurve" am deutlichsten[1].)

Hinsichtlich der Tiere ist es mir selbst schon früher gelungen, auf Grund der Analyse der Lernkurven von Küchenschaben zu zeigen, dass ein Antagonismus zwischen Ermüdbarkeit und Lerngeschwindigkeit auch hier zur Geltung kommt[2]).

Eine weitere Bestätigung dieser Regelmässigkeit fand ich bei den zuletzt erwähnten Fischen. (Nr. 8 und 10.)

Der Fisch Nr. 10 war überhaupt nicht fähig, den Apparat zu erlernen. Der Fisch Nr. 8 erlernte denselben erst, nachdem nach 66 resultatlosen Einzelversuchen eine Pause von 19 Stunden eingeschaltet worden war.

---

1) Kraepelin, Die Arbeitskurve (Phil. Studien Bd. 2 S. 459—507. 1902).

2) Vgl. die oben zitierte Arbeit, und zwar den Aufsatz im Journal of animal Behavior.

Beide diese Tiere zeigten einen gemeinsamen Zug in ihrem Verhalten, nämlich, dass sie ausserordentlich leicht ermüdbar waren. Die Ermüdungsspuren konnte ich auch bei einigen anderen Versuchsfischen beobachten; indessen nicht in so hohem Grad wie bei den zunächst erwähnten.

Das Auftreten und Fortschreiten der Ermüdung lässt sich bei Goldfischen (ob bei allen oder den meisten pelagischen Fischen?) sehr leicht und präzis beobachten. Die ermüdeten Fische nehmen nämlich eine äusserst charakteristische Stellung ein, die ich direkt als „Ermüdungsstellung" auffassen möchte.

Der ermüdete Fisch zeigt zunächst das Bestreben, sich nahe am Boden zu halten. Wenn derselbe künstlich bzw. zufällig in die

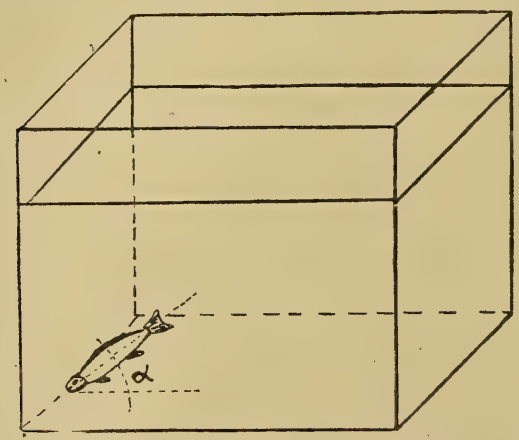


Fig. 45. Ermüdungsstellung der Goldfische. (Der Winkel α kann zwischen 0 bis etwa 45° variieren.)

oberen Wasserschichten gebracht wird, so sinkt er wiederum nach unten. Nahe am Boden bleibt er regungslos derart stehen, dass die Körperlängsachse unter einem gewissen Winkel α zum Horizont steht.

Dabei wird der Kopf nach unten und gegen die Aquariumwand gerichtet; der Schwanz ragt nach oben und gegen das Zentrum des Aquariums zu (Fig. 45).

Der Winkel α — insofern ich dies bisher feststellen konnte — kann in den Grenzen zwischen 0 und etwa 45° variieren. Hierbei scheint es, dass der Winkel α um so kleiner wird, je mehr die Ermüdung zunimmt. Um nun diesen Befund nachzuprüfen und denselben von einer etwaigen Fehlerquelle, die mit der Versuchsanordnung zusammenhängen könnte, unabhängig zu machen, führte ich den

folgenden Versuch an drei neuen, zu den früheren Versuchen nicht verwendeten Goldfischen aus.

Drei Fische wurden mittels eines Netzes teilweise zur passiven, teilweise zur aktiven Bewegung gezwungen; nach ½—1 Stunde nahmen die Tiere die typische Ermüdungsstellung ein. Der vierte Fisch wurde zunächst unter die Glocke einer Luftpumpe gesetzt; daraufhin wurde das Tier ins Wohnaquarium gebracht. Das Tier nahm die Ermüdungsstellung ein.

Hiermit war meine frühere Beobachtung an den Versuchsfischen bestätigt[1]).

Wenn ich nunmehr einen Überblick über die Versuchsergebnisse geben möchte, so will ich mich auf diejenigen Tiere beschränken, welche in jeder Hinsicht befriedigende Resultate lieferten; dies waren, wie schon oben erwähnt, Nr. 1 bis inkl. 7 und 9.

Zwecks übersichtlicher Zusammenfassung der diesbezüglichen Resultate habe ich dieselben in graphischen Form dargestellt (Fig. 46).

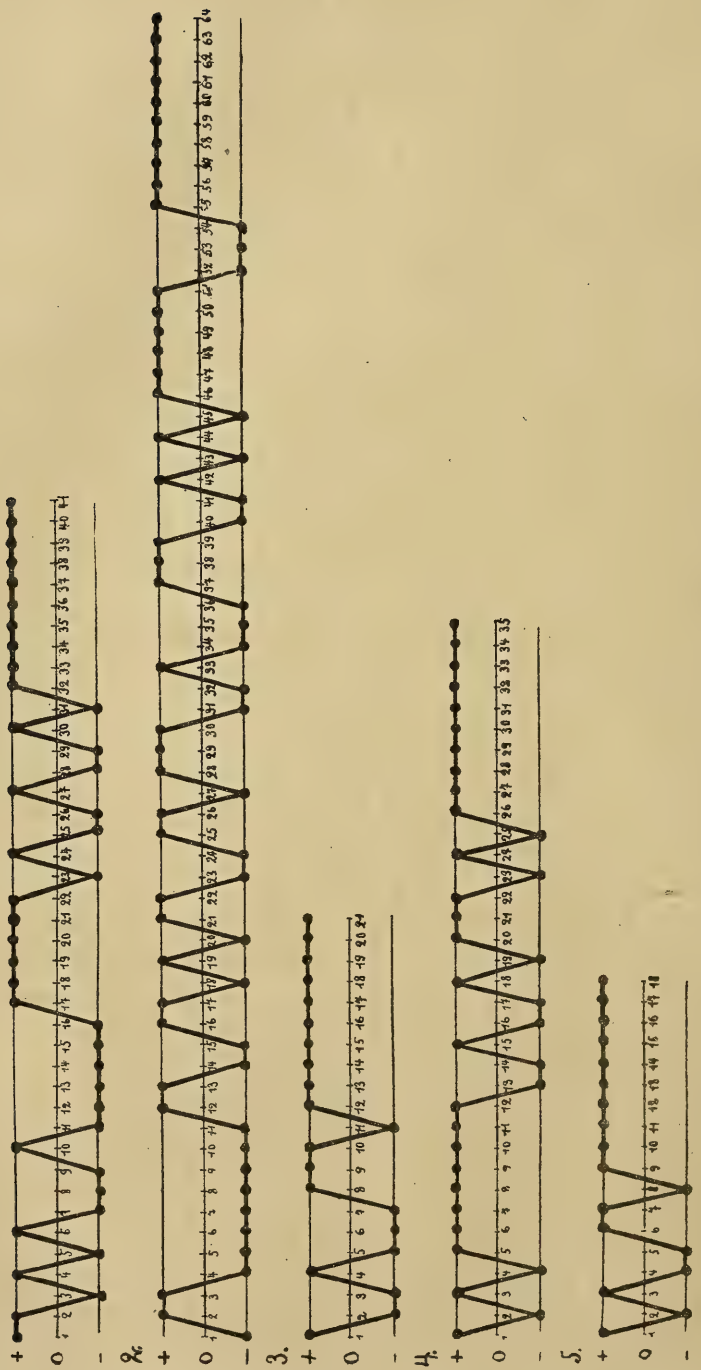
Wie aus dieser Darstellung und aus der Tabelle 19 zu ersehen ist, erlernte

der	Fisch	Nr.	5	nach	8	Versuchen	den	Apparat
„	„	„	3	„	11	„	„	„
„	„	„	4	„	25	„	„	„
„	„	„	6	„	26	„	„	„
„	„	„	1	„	31	„	„	„
„	„	„	7	„	33	„	„	„
„	„	„	9	„	40	„	„	„
„	„	„	2	„	54	„	„	„

Die Lernzeit dauerte von etwa 30 Minuten (Nr. 5) bis etwa 90 Minuten (Nr. 2), was allerdings vermuten lässt, dass, die entsprechenden Versuchsbedingungen vorausgesetzt, die Goldfische die auf kinästhetisch-motorischen Associationen basierte Gewohnheit relativ schnell erwerben können.

---

1) Die Ermüdungsstellung ist wahrscheinlich eine Art von Ruhestellung. Wenigstens konnte ich wiederholt beobachten, dass die Schleien, welche sich während des Tages regungslos verhalten und erst abends lebhafte Beweglichkeit zeigen, während der Ruheperiode die Körperstellung einnehmen, welche der Ermüdungsstellung der Goldfische analog ist. Ebenfalls nehmen die ruhenden Forellen die gleiche Stellung ein. Vgl. hierzu E. Babák, Bemerkungen über die Hypnose, den Immobilisations- oder Sich-Totstellen-Reflex, den Shock und den Schlaf der Fische. Pflüger's Arch. Bd. 166 S. 207. 1916.


+
0
−
2.
3.
4.
5.

Diese Gewohnheit kommt, wie in den meisten ähnlichen Fällen, durch das Eliminieren der überflüssigen Bewegungen zustande: die Fische erreichen zunächst den offenen Ausgang nach vielen Umwegen; sie schwimmen viel über dem, den abgesperrten Ausgang bedeckendenGlas herum, um schliesslich zum offenen Ausgang zu gelangen. (Fig. 47 Abb. I.) In den nächstfolgenden Versuchen wird die Zahl der Bewegungen stets geringer (Fig. 47 Abb. II), bis die Fische zum Schlusse erlernen, den offenen Ausgang auf dem kürzesten Wege zu finden. (Fig. 47 Abb. III.)

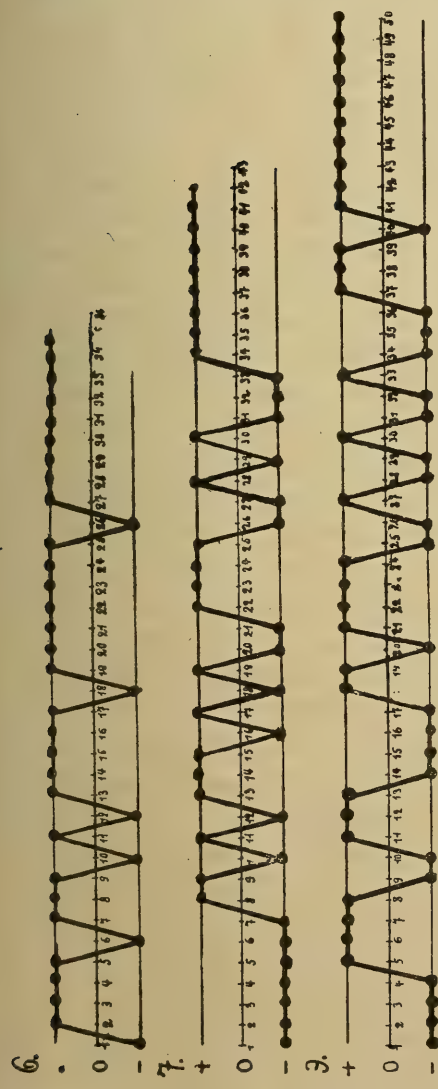


Fig. 46. Graphische Darstellung des Lernvorganges der Goldfische. (Auf der Abszisse sind die Einzelversuche, auf der + - Ordinate diejenigen Fälle, in denen der Fisch auf kürzestem Wege zum offenen Ausgang gelangte, also die richtige Richtung einschlug, eingetragen; auf der — -Ordinate sind die Fälle, in denen der Fisch zunächst gegen den abgesperrten Ausgang schwamm, also die falsche Richtung einschlug, eingetragen.)

In diesem Zusammenhange verdient das Verhalten des Fisches Nr. 2 erwähnt zu werden.

Dieser Fisch zeigte anfangs die Neigung, fortgesetzt zum rechten Ausgang, der abgesperrt blieb, zu schwimmen (vgl. oben). Wie der Tab. 19 zu entnehmen ist, schwamm dieser Fisch während der elf ersten Einzelversuche neunmal nach rechts. Obwohl das Tier nach weiteren Versuchen die Bewegungsrichtung nach links einzuschlagen erlernte, tat er dies nicht auf dem kürzesten Wege, etwa so, wie dies die Abb. III der Fig. 47 zeigt, sondern schwamm zunächst etwas nach rechts, um dann erst gegen den linken Ausgang umzukehren (vgl. Fig. 47 *A*), statt in der

Linie *a b* zu schwimmen, bewegte sich der Fisch in der Kurve *a c b*). In dieser Kurve möchte ich ein Rudiment der früheren, jetzt bereits überwundenen Gewohnheit erblicken. Ein ähnliches Rudiment beobachtete ich schon früher gelegentlich meiner Lernversuche an Hunden [1]).

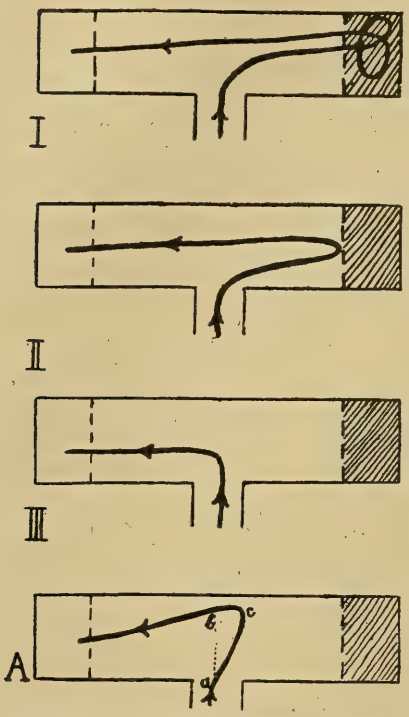


Fig. 47. *I—III* Eliminieren der überflüssigen Bewegungen im Verlaufe der fortschreitenden Ausbildung der neuen Gewohnheit. *A* die Bewegungsrichtung des Fisches Nr. 2, die als Rudiment der früheren Gewohnheit aufzufassen ist.

Die Gewohnheit einiger Fische, zum Beginn der Versuche nach rechts zu schwimmen, beeinflusste noch in einer anderen Hinsicht die Versuchsergebnisse.

Die Mehrzahl dieser Fische (Nr.2 , 7, 9) brauchte nämlich eine längere Lernzeit als die Mehrzahl der Fische, welche im Anfange der Versuche keine Bevorzugung dieses oder jenes Ausgangs zeigten. Und dies ist nur zu begreiflich! Denn jene Fische mussten zunächst die frühere Gewohnheit, die der neu zu erwerbenden direkt widersprach, überwinden, um dann erst die neue Gewohnheit entstehen zu lassen. Diese Fische mussten, mit anderen Worten, zunächst das „negative Stadium der teilweisen Entwöhnung" durchmachen, um daraufhin erst in das „positive Stadium der sich vervollkommnenden Gewöhnung einzutreten" [2]).

Bei den indifferenten Fischen entfiel das negative Stadium; sie konnten direkt mit dem positiven Stadium beginnen; deshalb war die Lernzeit bei diesen Tieren kürzer als bei jenen.

Neben der Ausbildung der prinzipiellen Gewohnheit, den offenen Ausgang auf dem kürzesten Wege zu finden, zeigten die Fische nach einer mehr oder weniger bedeutenden Anzahl der Einzelversuche

---

1) Vgl. meine Arbeit „Lernversuche bei Hunden und Katzen" (Pflüger's Arch. Bd. 152, insbesondere S. 319 und die Fig. 3 Abb. V).

2) Vgl. hierzu „Lernversuche an Hunden usw." S. 322 und die vorangehenden.

einige Verhaltenseigentümlichkeiten, die auf die Entstehung nebensächlicher Gewohnheiten schliessen liessen.

Diese Verhaltenseigentümlichkeiten, die mit dem Fortschreiten der Einzelversuche entstanden, waren folgende:

1. Der Fisch verhielt sich beim Fang mit dem Netz, bevor er in den Vorhof gesetzt wurde, viel ruhiger als bei den ersten Einzelversuchen.

2. Der Fisch fand rascher den Ausgang aus dem Fangnetz in den Vorhof.

3. In der Zwischenzeit zwischen den Einzelversuchen gewöhnt sich der Fisch, im bestimmten immer gleichen Teile der Glaswanne sich aufzuhalten.

Bevor ich die Analyse des Lernvorganges bei den Goldfischen abschliesse, möchte ich noch einer dabei beobachteten Korrelation Erwähnung tun.

Es scheint nämlich ein Antagonismus zu bestehen zwischen der allgemeinen Beweglichkeit und der Fähigkeit der Assoziationenbildung in dem Sinne, dass die Assoziationenbildung bei den sehr beweglichen Tieren langsamer als bei mässig beweglichen vor sich geht.

Diesen Zusammenhang zwischen einer übermässigen Lebhaftigkeit und der Lernfähigkeit kennt die Pädagogik bereits von jeher.

Ich glaube, diese Regelmässigkeit nicht bloss bei den Goldfischen, sondern, was ich vorausgreifen will, auch bei weissen Mäusen und Kanarienvögeln und früher bei den Hunden[1]) als gültig gefunden zu haben.

Die Frage nach der Fortdauer und dem Vergehen der neu erworbenen Gewohnheit konnte ich bei den Fischen nicht näher untersuchen; sie schienen mir für derartige Untersuchungen keine günstigen Objekte zu sein.

Einige gelegentliche Versuche liessen mich vermuten, dass die neue Gewohnheit keine lange Dauer habe. Wenigstens konnte ich bei gelegentlichen Nachprüfungen nach einem Verlauf von 24 Stunden keine merklichen Spuren von der erworbenen Gewohnheit feststellen. Wenn man zum Schluss die Versuche an Fischen von dem anfangs erörterten methodologischen Standpunkte betrachtet, so ergibt sich, dass sie bloss teilweise die daselbst gestellten Forderungen erfüllt haben.

---

1) Vgl. die Fussnote in der Abhandlung über „Die Versuche über die optische Rezeptionsfähigkeit der Hunde".

Wie erinnerlich, bestand das Problem in der kontinuierlichen, in einem Zug auszuführenden Untersuchung des Werdeganges, d. h. Entstehen — Fortdauer — Vergehen einer rezeptorisch-motorischen Gewohnheit.

In den Versuchen an Goldfischen konnte ich bloss das erste Stadium des Werdeganges einer erworbenen Gewohnheit, mit anderen Worten deren Entstehen, kontinuierlich verfolgen; die weiteren Stadien blieben so gut wie unerforscht. Einen weiteren methodologischen Schritt konnte ich in den Versuchen an weissen Mäusen machen.

Weisse Mäuse.

Die Idee der Versuche an weissen Mäusen basierte auf dem Unwillen dieser Tiere, in der Mitte eines offenen freien Raumes sich aufzuhalten und eine möglichst geschlossene Herberge zu suchen. Dieses letztere Verhalten findet darin seinen Ausdruck, dass die Mäuse in einem leeren Käfig sich in der Regel an den Wänden bzw. in den Ecken aufhalten[1]).

Den positiven Stereotropismus der Mäuse machte ich mir zum Nutzen, um die Entstehung einer neuen Gewohnheit auf Grund der Ausbildung von taktil- und thermisch-motorischen Assoziationen mit Hilfe der üblichen Strafmethode zu bewirken.

Der Apparat, den ich zu diesem Versuche benutzte, bestand aus einem grossen „elektrischen Boden", d. h. aus einem Brett, auf dem eine Reihe von 0,5 cm langen und 1 mm voneinander abstehenden Zinkplatten derart befestigt waren, dass je ein Paar beide Elektroden bildete[2]). (Fig. 48 *a b*.)

Der elektrische Boden betrug 90 qcm.

---

1) Desgleichen sucht die „erschrockene" Maus geschlossene Herberge, dabei treibt sie mitunter eine echte „Straussenpolitik". Wie ich dies wiederholt beobachten konnte, suchte eine durch einen plötzlichen starken Reiz (Schall usw.) beunruhigte Maus sich in ein Wattabüschel, das ihr als Netz im Wohnkäfig mitgegeben worden war, zu verkriechen; dabei streckte das Tier öfters bloss den Kopf und den Vorderleib in die Watte hinein und blieb mit dem unbedeckten Rücken und Hinterleib regungslos stehen.

2) Eine genaue Beschreibung derartiger Einrichtungen wurde schon von Yerkes, von mir selbst und von anderen wiederholt gemacht, so dass ich auf die weiteren Details verzichten zu dürfen glaube (siehe übrigens die vorausgehende Abhandlung dieser Sammlung). Der Kürze wegen möchte ich bloss für derartige Einrichtungen einen Terminus „elektrischer Boden" vorschlagen.

Auf den Boden war ein 30 cm hoher Glaskasten ohne Boden und Deckel gestellt, um das Entweichen der Versuchstiere zu verhindern. (Fig. 48 *c d*.) Jede Seite des Kastens war 90 cm lang.

Ausserdem war in der Mitte des elektrischen Bodens eine mit Löschpapier bedeckte Glasscheibe, von 17 cm Durchmesser, angebracht. (Fig. 48 *e*.) Der Versuch sollte nun darin bestehen, dass eine auf die Glasscheibe gesetzte Maus, die ihrem positiven Stereotropismus gemäss daselbst keine ihr zusagenden Lebensbedingungen finden konnte, daher einen Ausweg suchen musste, jedesmal einen

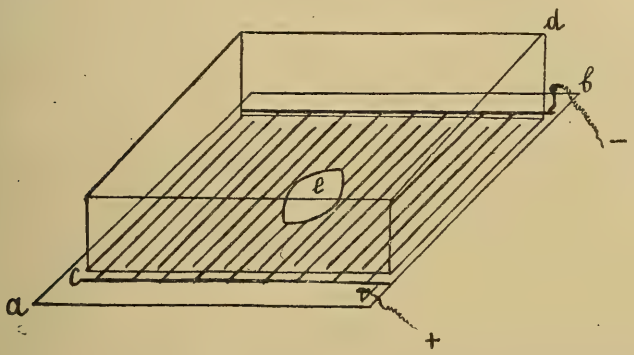


Fig. 48. Apparat zum Untersuchen der Lernfähigkeit weisser Mäuse.

elektrischen Schlag bekommen sollte, sobald sie versuchte, die Scheibe zu verlassen. Es sollte also trotz der entgegengesetzten Triebe die Gewohnheit entstehen, auf der Scheibe zu bleiben und die Berührung mit den Zinkplatten (taktile und thermische (?) Reize) zu vermeiden.

An zehn weissen Mäusen wurde experimentiert, sieben davon waren Männchen und zwar, Nr. 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8 und drei Weibchen (Nr. 4, 9, 10).

Der Verlauf eines Versuches war folgender: Nachdem die Versuchsmaus auf die Glasscheibe gesetzt worden war, verhielt sie sich in den meisten Fällen zunächst einige Sekunden ganz regungslos. Daraufhin machte sie Versuche, die Scheibe zu verlassen. Indessen zog sie sich zurück, sobald sie die Leitungsplatten berührt hatte (Kontrast zwischen zwei taktilen Reizen, und zwar Löschpapier der Scheibe und Metall der Platten). Bald jedoch (nach 0,5—2 Minuten) verliess die Maus die Scheibe gänzlich. Diese Beschreibung gilt für alle Mäuse, mit Ausnahme von Nr. 4 und 5, die die Scheibe sofort, nachdem sie darauf gesetzt worden waren, gänzlich verliessen.

Sobald die Versuchsmaus den elektrischen Boden mit allen vier Füssen berührt hatte, versetzte ich ihr einen Schlag [1]). Ich fuhr fort, die Schläge so lange auf das Tier einwirken zu lassen, bis die Maus wieder die Glasscheibe betrat. Dies dauerte im Beginne des Versuches mitunter ein paar Minuten; bei den Einzelversuchen genügten meistens wenige Sekunden, um das gewünschte Resultat zu erzielen. Wenn ich also weiter unten von „Schlägen" rede, so soll man unter dem Wort „Schlag" nicht einen einzelnen Schlag, sondern eine Reihe aufeinanderfolgender Schläge verstehen, die der Maus vom Moment des Verlassens der Scheibe bis zum neuerlichen Betreten derselben versetzt worden waren. Mit anderen Worten erhielt das Versuchstier den „Schlag" während der ganzen Zeitspanne, in welcher dasselbe auf dem elektrischen Boden verblieb.

Den Versuch betrachtete ich als ergebnisvoll, sobald die Versuchsmaus die Glasscheibe während 30 Minuten nicht verlassen hatte. Ich möchte hier gleich erwähnen, dass alle Versuchsmäuse sich als fähig erwiesen, diese Forderung zu erfüllen.

Dies war das Verfahren am ersten Versuchstag, am „Lerntag".

Da ich aber den Vorgang des Vergessens gleichfalls studieren wollte, prüfte ich noch die Mäuse (Nr. 2 bis inkl. 10) im Verlaufe der nächsten Tage („Nachprüfungstage") derart nach, dass jede Maus einmal in den darauffolgenden 24 Stunden untersucht wurde. Diese Untersuchung bestand darin, dass die Maus neuerdings im Apparat auf die Glasscheibe gesetzt wurde, worauf ich die Zeit des Verbleibens der Maus auf der Scheibe, also die Zeit vom Moment, in dem dieselbe auf die Scheibe gesetzt worden war, bis zum Moment, in dem sie die Scheibe verlassen, d. h. den elektrischen Boden mit allen vier Füssen berührt hatte, maass. Daraufhin erlaubte ich dem Tier, etwa 1 Minute auf dem elektrischen Boden zu verweilen, ohne derselben einen Schlag zu geben. Schliesslich nahm ich die Maus heraus und setzte dieselbe in den Wohnkäfig zurück. Am nächsten Nachprüfungstage verfuhr ich desgleichen usw. Diese Versuche

1) Nachdem die Maus den ersten Schlag auf dem elektrischen Boden bekommen hat, harnt dieselbe und entleert Kot. Sobald aber der Harn bzw. Kot zwischen zwei Leitungsplatten geraten ist und beide Elektroden verbunden hat, bekommt selbstverständlich die Maus keinen Schlag mehr. Es tut deshalb not, den Boden sofort zu reinigen (mit Äther und Flanelltuch), sobald man wahrgenommen hat, dass die Maus trotz eingeschaltenen Induktionsapparats sich auf dem elektrischen Boden ruhig verhält.

setzte ich so lange fort, bis die Maus die Scheibe bereits nach 1—3 Minuten verlassen hatte

Hiermit nahm die Versuchsserie mit einem Versuchstier ihr Ende.

Wie sich daraus ergibt, versuchte ich sowohl das Entstehen wie auch das Vergehen einer erworbenen Gewohnheit zu untersuchen, indem ich zunächst die Zeitspanne vom Moment des Aufsetzens auf die Glasscheibe bis zum Moment des erstmaligen gänzlichen Verlassens der Scheibe im allerersten Versuchsanfange am Lerntage mit einer Stoppuhr (Durchschnitt 1,3 Minute) bestimmte. Daraufhin versuchte ich das Verbleiben auf der Scheibe durch das „Strafen" der Tiere mit den elektrischen Schlägen bis auf 30 Minuten zu verlängern. Sobald dies gelungen war, bemühte ich mich zu bestimmen, wie lange das Versuchstier in den darauffolgenden Nachprüfungstagen auf der Scheibe bleiben würde, und an welchem Tage schliesslich das Verbleiben auf der Scheibe ungefähr solange, wie am Lerntage, d. h. vom Versuchsanfang bis zum erstmaligen Verlassen der Scheibe, also etwa 1—3 Minuten dauern sollte.

Es schien mir nicht ratsam, den Versuch über diese Grenze hinaus fortzusetzen. Denn ich fürchtete, dass bei noch weiterem Fortsetzen der Versuche sekundäre Nebengewohnheiten entstehen könnten, die die Maus auf der Scheibe länger zu verbleiben zwingen und den reinen Verlauf der Versuche verwischen würden.

Und zwar könnten die Mäuse länger auf der Scheibe verweilen, nicht wegen der Angst vor der Berührung des elektrischen Bodens, sondern wegen der entstandenen bzw. in Entstehung begriffenen Gewohnheit, schlechthin auf der Scheibe zu sitzen. Die Scheibe könnte ihnen vertrauter werden als der Boden angsterregend wirken. Mit anderen Worten könnte die anziehende Wirkung der Scheibe intensiver als die abstossende Wirkung des Bodens werden.

Diese Befürchtung gründete ich auf die Eigenschaft der Tiere, bei wiederholtem zwangsmässigen Aufenthalt in einem immer gleichbleibenden Versuchsraum auch ohne das darauf eingerichtete Mitwirken des Beobachters, ihre Bewegungen zu organisieren, d. h. eine gewohnheitsmässige, stets annähernd konstant verlaufende Verhaltungsart entstehen zu lassen.

Den genaueren Verlauf der Versuche und die Ergebnisse zeigt die Tab. 20. Zum Verständnis der Tabelle ist es vonnöten, vorauszuschicken, dass Lt. = Lerntag und Nt. = Nachprüfungstag bedeuten.

Tabelle 20.

Nummer des Tieres	Lernen		Vergessen	
	Nummer des Schlages	Die Zeit vom Versuchsanfang bis zum ersten Schlag bzw. die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlägen (in Minuten)	Versuchstag	Die Zeit vom Versuchsanfang bis zum erstmaligen Verlassen der Scheibe (in Minuten)
1	1	?		
	2	15		
	3	17		
		nach dem dritten Schlag — die Scheibe während der 30 Minuten nicht verlassen, d. h. — erlernt.		
2	1	2	1. (Lt.)	2
	2	10	2. (Nt.)	19
	3	27	3. „	30
		nach dem dritten Schlag — die Scheibe während der 30 Minuten nicht verlassen, d. h. — erlernt.	4. „	30
			5. „	30
			6. „	21
			7. „	8
			8. „	2
3	1	5	1. (Lt.)	5
	2	28	2. (Nt.)	10
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	3
4	1	0	1. (Lt.)	0
	2	2	2. (Nt.)	12
	3	6	3. „	21
	4	28	4. „	16
	5	4	5. „	4
	6	23	6. „	2
		nach dem sechsten Schlag erlernt.		
5	1	0	1. (Lt.)	0
	2	4	2. (Nt.)	15
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	5
			4. „	5
			5. „	2
6	1	2	1. (Lt.)	2
	2	8	2. (Nt.)	30
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	9
			4. „	6
			5. „	2
7	1	0,5	1. (Lt.)	0,5
	2	12	2. (Nt.)	21
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	4
			4. „	1
8	1	1	1. (Lt.)	1
	2	3	2. (Nt.)	30
	3	16	3. „	24
	4	16	4. „	9
		nach dem vierten Schlag erlernt.	5. „	6
			6. „	1

Tabelle 20 (Fortsetzung).

Nummer des Tieres	Lernen		Vergessen	
	Nummer des Schlages	Die Zeit vom Versuchsanfang bis zum ersten Schlag bzw. die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlägen (in Minuten)	Versuchstag	Die Zeit vom Versuchsanfang bis zum erstmaligen Verlassen der Scheibe (in Minuten)
9	1	0,5	1. (Lt.)	0,5
	2	12	2. (Nt.)	13
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	3
			4. „	2
10	1	0,75	1. (Lt.)	0,75
	2	13	2. (Nt.)	9
		nach dem zweiten Schlag erlernt.	3. „	17
			4.	4
			5. „	4
			6. „	3

Die Tabelle zeigt, dass Nr. 3, 5, 6, 7, 9, 10 schon nach zwei Schlägen, Nr. 1 und 2 nach drei, Nr. 8 nach vier und Nr. 4 nach sechs Schlägen, erlernen d. h. die Scheibe während 30 Minuten nicht verlassen haben. Die Lerndauer schwankte in ziemlich weiten

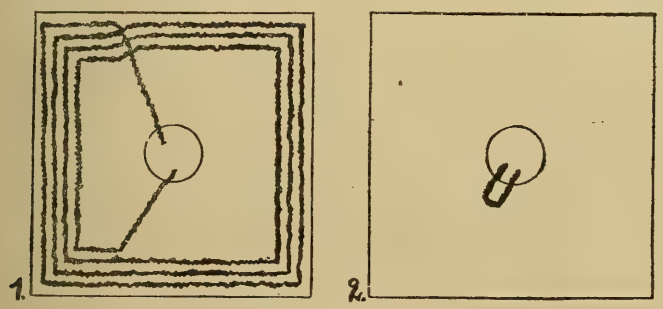


Fig. 49. Abb. 1: Der Weg der Mäuse zu Beginn des Versuches. Abb. 2: Der Weg der Mäuse im weiteren Verlauf des Versuches.

Grenzen: von etwa 4 Minuten (Nr. 5) bis 63 Minuten (Nr. 4), im Durchschnitt 25,5 Minuten. Die fortschreitende Entstehung der neuen Gewohnheit äusserte sich darin, dass die Zeitspanne, während der das Versuchstier zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlägen auf der Scheibe blieb, sich stets verlängerte.

Umgekehrt sank die Zeit, die die Maus auf dem elektrischen Boden blieb, mit jedem Schlage stets mehr und mehr. Diese letztere Erscheinung stand damit im Zusammenhang, dass die Maus beim

erstmaligen Betreten des elektrischen Bodens und ungeachtet der Schläge entlang den Glaswänden von neuem herumlief. (Fig. 49 Abb. 1.) Im weiteren Verlauf des Versuches machte die Maus sofort kehrt, sobald sie den Schlag zu spüren bekommen hatte. (Fig. 49 Abb. 2.)

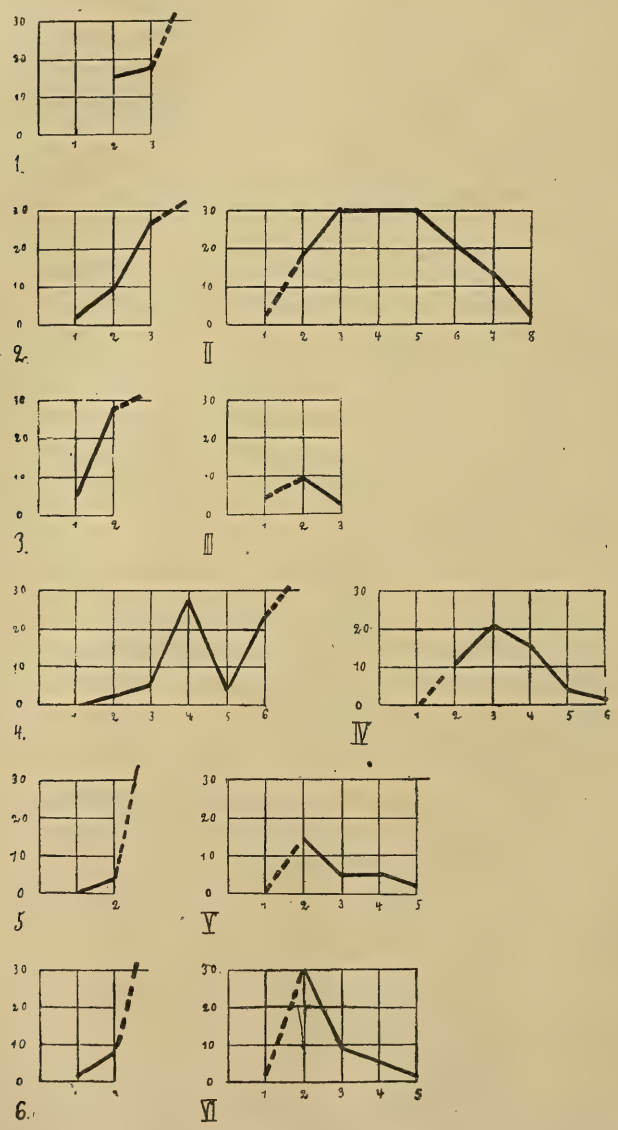


Fig. 50 (Fortsetzung und Erklärung dieser Figur ist auf S. 185 abgedruckt).

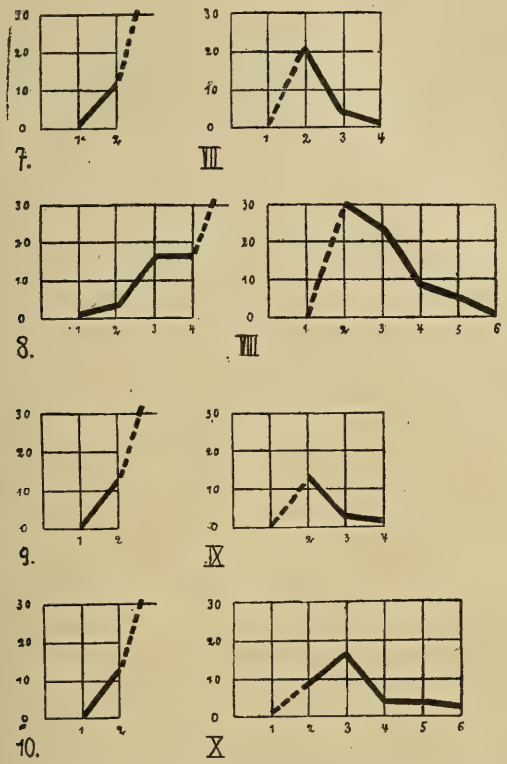


Fig. 50. Lern- (arabische Zahlen) und Vergessenskurve (römische Zahlen) für einzelne Versuchstiere. Lernkurve: Auf der Abszisse sind die Nummern der Schläge, auf der Ordinate ist die Minutenzahl eingetragen. Die gestrichelte Linie soll andeuten, dass die Maus nach den zuletzt eingetragenen Nummern des Schlages volle 30 Minuten auf der Scheibe sitzen blieb. Die vollausgezogene Linie soll bedeuten, wie lange die Maus vom Versuchsanfang bis zum ersten Schlag bzw. zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlägen die Scheibe nicht verliess. Vergessenskurve: Auf der Abszisse sind die Versuchstage, auf der Ordinate ist die Minutenzahl eingetragen. Der erste Versuchstag ist der Lerntag; vom zweiten Versuchstag an beginnen die Nachprüfungstage. Die gestrichelte Linie soll zeigen, wie lange die Maus auf der Scheibe am Lerntage sitzen blieb. Die vollausgezogene Linie soll zeigen, wie lange die Maus am korrespondierenden Nachprüfungstage die Glasscheibe nicht verliess.

Was nun den Vorgang des Vergessens, d. h. des Vergehens der erworbenen Gewohnheit, betrifft, so blieben die Mäuse mit den fortschreitenden Nachprüfungstagen stets kürzer auf der Scheibe sitzen, bis sie durchschnittlich am fünften Versuchstage, also durchschnittlich an 4 Nachprüfungstagen, schon nach 1—2[1]) (Nr. 4 und Nr. 10 nach 3) Minuten die Scheibe verlassen hatten.

1) Da ich bei der Maus Nr. 1 am Lerntage versäumt hatte, die Zeit vom Versuchsanfang bis zum ersten Schlag zu notieren, verzichtete ich auch auf das Untersuchen des Vorganges des Vergessens bei diesem Tier.

Desgleichen verlängerte sich die Zeit, die die Mäuse auf dem elektrischen Boden blieben, mit den fortschreitenden Nachprüfungen. Wie erinnerlich, liess ich an den Nachprüfungstagen die Maus, nachdem sie den elektrischen Boden verlassen hatte, noch etwa 1 Minute im Apparate.

Es stellte sich nun im grossen und ganzen heraus, dass die Maus an den ersten Nachprüfungstagen meistens trachtete, die nun verlassene Scheibe sofort wieder zu betreten. (Fig. 49 Abb. 2.)

An den darauffolgenden Nachprüfungstagen verlängerte die Maus ihren Weg immer mehr, um schliesslich, gerade so wie im Anfang am Lerntage, entlang den Glaswänden herumzulaufen. (Fig. 49 Abb. 1.)

Zwecks der genaueren Analyse des Lern- und Vergessensvorganges bei den einzelnen Individuen konstruierte ich auf Grund der in der Tab. 20 zusammengestellten Daten für jedes Einzeltier eine Lern- und Vergessenskurve (Fig. 50).

Wenn ich zunächst die Lernkurve näher zu analysieren versuche, so ergeben sich auf Fig. 50 drei Fälle, die ich tabellarisch darstellen will (Tab. 21).

Tabelle 21.

Lernen.

Nummer des Versuchstieres	Charakter der Kurve
2, 3.	Kontinuierliche rapide Steigerung.
5, 6, 7, 9, 10 .	Zunächst langsame, dann rapide Steigerung.
4, 8.	Langsame kontinuierliche Steigerung.

Es ergibt sich hieraus, dass die Mehrzahl der Tiere zunächst langsamer, zum Schlusse aber schneller lernt (fünf Versuchstiere, zweiter Fall). Die zwei anderen Fälle (mit je zwei Tieren) zeigen einen kontinuierlich rapiden bzw. langsamen Lernvorgang. Nach gleichem Muster wie die Lernkurven sollen auch die Vergessenskurven angeordnet und analysiert werden. Es lassen sich hier vier Fälle unterscheiden, wie dies die auf S. 187 abgedruckte Tab. 22 zeigt.

Im ersten Falle war das Erlernte im hohen Grade und lange bewahrt (Nr. II, IV, VIII).

Im zweiten Falle war das Erlernte im hohen Grade, aber bloss kurze Zeit erhalten (Nr. VI, VII).

Der dritte Fall fasst die Ergebnisse zusammen, in denen zwar das Erlernte bloss im geringen Grade, aber lange Zeit hindurch bewahrt war (Nr. V, X).

Tabelle 22.

Vergessen.

Nummer des Versuchstieres	Charakter der Kurve
II, IV, VIII . . .	Langes Verbleiben auf einer bedeutenden Höhe, dann langsames Fallen.
VI, VII	Kurzes Verbleiben auf einer bedeutenden Höhe, dann rapides Fallen.
V, X	Kurzes Verbleiben auf einer geringen Höhe, dann langsames Fallen.
III, IX	Kurzes Verbleiben auf einer geringen Höhe, dann rapides Fallen.

Im vierten Falle schliesslich verschwand das Erlernte, das sich dazu bloss im geringen Grade erhielt, binnen kurzer Zeit (Nr. III, IX).

Eine engere Beziehung zwischen den Lern- und Vergessenskurven des gleichen Individuums konnte ich nicht feststellen.

Bevor ich die Beschreibung der Versuche an den Mäusen zum Abschluss bringe, ist es angebracht, eine kurze Bemerkung über das abweichende Verhalten der Maus Nr. 4 (Weibchen) einzuschalten.

Am Lerntage bis zum fünften Schlag verhielt sich diese Maus gleich den anderen Artgenossen, d. h. sie verliess die Scheibe derart, dass sie langsam die sich unmittelbar anschliessende Strecke des elektrischen Bodens überschritt. Nach dem vierten Schlag blieb die Maus auf der Scheibe 4 Minuten sitzen. Dann aber sprang sie plötzlich empor und fiel auf eine Stelle des elektrischen Bodens, die etwa 20—25 cm von der Scheibenwand entfernt war. Es machte den Eindruck, als ob die Maus versuchen möchte, die Scheibe zu verlassen, ohne mit dem unmittelbar anschliessenden Teil des elektrischen Bodens, wo sie gewöhnlich die ersten Schläge verspüren musste, in Berührung zu kommen. Nachdem die Maus den üblichen Schlag bekommen hatte, kehrte sie auf die Scheibe zurück und blieb dort 23 Minuten sitzen. Dann wiederholte sie den gleichen Sprung; der Schlag veranlasste das Tier, die Scheibe wiederum aufzusuchen.

Nach dem sechsten Schlag blieb das Tier 30 Minuten auf der Scheibe sitzen.

Den gleichen Sprung führte das Tier an den ersten und zweiten Nachprüfungstagen aus, bekam aber selbstverständlich keinen Schlag mehr. Vom dritten Nachprüfungstage an bis zum Schluss der ganzen Versuchsserie verliess die Maus die Scheibe wiederum auf die gewöhnliche Weise, also indem sie von dem Scheibenrand die sich

unmittelbar anschliessende Strecke des elektrischen Bodens langsam überschritt, ohne den Sprung auszuführen.

Die plötzlich erworbene nebensächliche Gewohnheit ist wegen der neuen Erfahrung (keinen Schlag mehr) wieder verlorengegangen.

Wenn man zum Schlusse die Versuche an den weissen Mäusen von dem in der Einleitung erörterten methodologischen Standpunkt aus betrachtet, so zeigen sie einen Fortschritt gegen die oben beschriebenen Versuche an Goldfischen:

Es gelang, bereits neben dem Entstehen die einzelnen Stadien des Vergehens der erworbenen Gewohnheit zu untersuchen. Diese letzte Untersuchung war indessen keine kontinuierlich verlaufende.

Desgleichen konnte die absolute Fortdauer der Gewohnheit nicht festgestellt werden. In den Versuchen an Mäusen konnte unsere Aufgabe, die ja in kontinuierlich verlaufender Untersuchung des Werdeganges (Entstehen — Fortdauer — Vergehen) einer rezeptorisch-motorischen Gewohnheit bestand, nicht restlos erfüllt werden.

Dies ist aber in den an Kanarienvögeln ausgeführten Versuchen gelungen, zu deren Schilderung ich nun übergehen möchte.

Kanarienvögel.

Die Idee bei den Versuche an Kanarienvögeln basiert auf der Eigenschaft dieser Vögel, als Vertreter der Baumvögel, ihren normalen Aufenthalt auf Zweigen bzw. auf einer Sitzstange zu nehmen. Die Beobachtung der Kanarienvögel im Wohnkäfig zeigt, dass die Vögel sich nur selten und kurze Zeit am Käfigboden aufhalten; meistens tun sie dies bloss, um nach daselbst zerstreuten Sandkörnern zu picken. Auch ein „erschrockener", zufällig am Boden verweilender Vogel sucht sofort die Sitzstange zu erreichen.

Die Versuche bestanden nun darin, dass die Vögel erlernen sollten, die Sitzstange zu vermeiden und am Boden ihren ständigen Aufenthalt zu nehmen.

Es sollte also eine neue Gewohnheit auf Grund der Bildung von taktil-kinästhetisch und optisch-motorischen Assoziationen entstehen. Dies Resultat sollte mit Hilfe einer automatischen Einrichtung erreicht werden; der ganze Werdegang der zu erwerbenden Gewohnheit sollte während einer kontinuierlich verlaufenden Untersuchung graphisch registriert werden.

Der Apparat[1]) und die ganze Versuchsanordnung waren folgende:

Auf einem Brett war ein zylindrischer Käfig aus Drahtnetz, 27 cm hoch und 23 cm im Durchmesser, mittels dreier gleich hoher im Boden eingeschlagener Eisenstifte montiert. (Fig. 51 Abb. I *AB*.)

Ungefähr in dreiviertel Höhe wurden in der Käfigwand zwei diametral liegende Spalten derart ausgeschnitten, dass eine Sitzstange *CD* durch den Käfig hindurch lief. Die Sitzstange war mittels einer Lamellenfeder (*EF*) an einen Ständer montiert. Die Stange wurde mit zwei dünnen Metallplatten beiderseits derart belegt, dass bloss zwei schmale Zwischenräume auf der oberen und der unteren Seite die beiden Platten voneinander trennten.

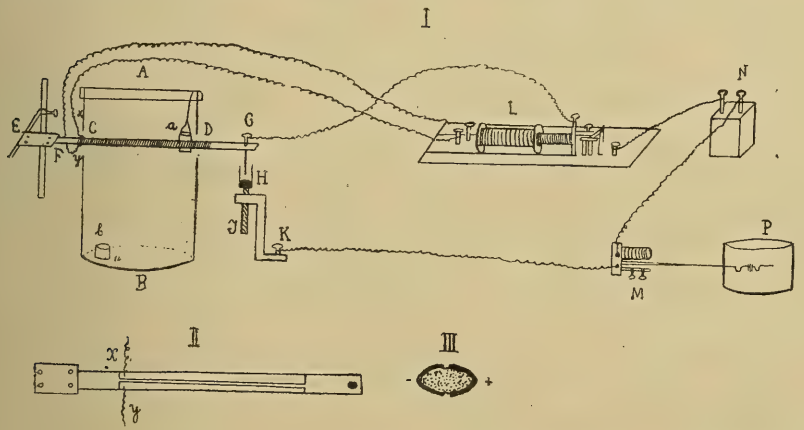


Fig. 51. Die Versuchsanordnung zur automatischen Erzeugung und Registrierung rezeptorisch-motorischer Gewohnheiten bei Kanarienvögeln. (Nähere Erklärung im Text.)

Diese Metallplatten stellten zwei Elektroden dar (*x* und *y*), die mit dem Sekundärstrom eines Induktionsapparates (*L*) verbunden waren.

Die Stange, die aus leichtem trockenen Holz verfertigt war, hatte ovale Form; ihre beiden Radien betrugen 7 bzw. 12 mm. Die Abb. II der Fig. 51 zeigt die Stange von oben bzw. unten; in der Abb. III der gleichen Figur wurde der Querschnitt durch die Stange dargestellt (punktierter Raum — Holz, schwarze Linie an der Peripherie — Metallplatten). Am freien Ende der Stange wurde eine Klemme mit

1) Die Apparate, die den Werdegang einer Gewohnheit automatisch und graphisch zu registrieren vermögen, könnten „Mnemographen“ genannt werden.

einem durchlaufenden Kupferstift derart befestigt, dass bei Belastung (durch den Vogelleib) der Stange der Stift in ein darunter befindliches Gefäss mit Quecksilber (*H*) eintauchen musste. Wenn die Stange nicht belastet war, schnellte sie durch die Kraft der Lamellenfeder (*EF*) empor und stützte sich auf den oberen Spaltenrand des Käfigs, so dass der Kontakt zwischen dem Stift (*G*) und dem Quecksilber wieder unterbrochen wurde. Die Lage der Stange wurde so reguliert, dass ihre Exkursionen etwa $^1/_2$ cm betrugen.

Die Höhe des Gefässes mit Quecksilber (*H*) konnte mittels der Schraube *J* nach Belieben eingestellt werden. Als Stütze für das Gefäss diente das Z-förmige Stäbchen *HK* mit der Klemme *K*. Das Metallstäbchen *G* war mit einem der Pole des Induktionsapparates (*L*) für den Primärstrom verbunden; in die Verbindung des Stäbchens *HK* mit dem Akkumulator (*N*) war noch der elektromagnetische Zeitmarkierer (*M*) eingeschaltet.

Die Schreibspitze des Zeitmarkierers zeichnete an einem Kymographion (*P*), dessen Umlaufgeschwindigkeit rund 1,4 mm in einer Minute betrug, eine zweistaffelige Kurve auf. Wenn der Vogel sich auf die Stange setzte und die Kette somit geschlossen wurde, schnellte die Schreibspitze empor und markierte die obere Staffel (vgl. Fig. 52 *a b*, Kurve *A 3*).

Wenn der Vogel die Sitzstange nicht berührte, so markierte die Schreibspitze die untere Staffel (Fig. 52 *c d*, Kurve *A 3*). Da die Umlaufgeschwindigkeit des Kymographion recht gering war, markierte die Schreibspitze bloss einen Strich, falls der Vogel auf der Sitzstange bloss kurze Zeit sitzen blieb. Ja, bei den rasch aufeinanderfolgenden Auf- und Abspringen konnten die einzelnen Striche ganz oder teilweise übereinanderliegen (vgl. zum Beispiel Fig. 52, Kurve Nr. 2 *A B*).

Um die Beschreibung der Versuchsanordnung abzuschliessen, sei noch erwähnt, dass in dem, in den Käfig hineingehängten Gefäss *a* sich das Futter befand; das Gefäss *b* am Boden war mit Wasser gefüllt; daneben wurde etwas Vogelsand gestreut.

Mit sieben Vögeln[1]) habe ich experimentiert; mit Ausnahme von Nr. 2 und 4, deren Geschlecht mir unbekannt blieb, waren sämtliche

---

1) Eigentlich wollte ich noch den Versuch an einem achten Vogel ausführen. Da aber dieser während des Versuches ein etwas abweichendes Verhalten äusserte (Verbleiben am Boden, keine Fresslust), so setzte ich den definitiven Versuch nicht fort, da ich den Verdacht hegte, dass das Versuchstier unwohl sei.

Tiere Weibchen. Die Vögel Nr. 3 und 4 waren Vertreter der gemeinen deutschen Rasse, alle anderen — Harzkanarien.

Der Verlauf eines einzelnen Versuches war folgender: Vormittags am Versuchsvortage wurde der Vogel in den Versuchskäfig, in dem sich Futter und Wasser befand, gesetzt; der Induktionsapparat und Zeitmarkierer waren ausgeschaltet. Der Vogel setzte sich sofort auf der Sitzstange nieder und blieb fast die ganze Tages- und Nachtzeit daselbst sitzen. Am nächsten Tage, also am Versuchstage, um 12 Uhr mittags begann der Vorversuch, der darin bestand, dass um diese Zeit der Zeitmarkierer, aber kein Induktionsapparat eingeschaltet wurde. Auf diese Weise musste der Vogel, der ungestört im Käfige sein Wesen treiben konnte, Auskunft geben, wann er auf der Sitzstange sitzen blieb. Dieser Vorversuch, der etwa 2 Stunden dauerte, sollte ad oculos demonstrieren, dass der Vogel wirklich die Sitzstange bloss für ganz kurze Zeit verlässt. Da alle diesbezüglichen Kurven bei sämtlichen Vögeln ziemlich gleich ausfielen, so führe ich als Beispiel bloss zwei derselben an, und zwar jene der Vögel Nr. 3 (*A 3*) und Nr. 4 (*B 4*) (siehe unten Fig. 52). Die beiden Kurven beweisen, dass die Vögel die Stange beinahe die ganze Zeit berührt haben; der Vogel Nr. 3 verliess die Stange bloss dreimal für etwas längere Zeit, und zwar (Fig. 52 *A 3*) vor *a* (= 1,5 Minuten), nach *b* (= 2 Minuten) und zwischen *c* und *d* (= 5 Minuten); der Vogel Nr. 4 verliess die Stange für längere Zeit überhaupt nicht.

Etwa um 2 Uhr begannen die eigentlichen Versuche; es wurde nun neben dem Zeitmarkierer noch der Induktionsapparat eingeschaltet, so dass nun der Vogel bei dem Berühren der Stange einen elektrischen Schlag bekommen musste. Da indessen conditio sine qua non ist, dass der Vogel dabei feuchte Füsse [1]) hat, so machte ich unmittelbar vor dem Versuchsanfang die Füsse des Vogels und die Metallplatten auf der Sitzstange (aber nicht die dieselben isolierenden Zwischenräume) nass. Gleichzeitig hiermit bespritzte ich die Käfigwände, die Futtergefässe und den mit Löschpapier bedeckten Käfigboden reichlich mit Wasser.

Nachdem nun der Vogel in den Käfig zurück gesetzt worden war und die Sitzstange berührt hatte, bekam er einen Schlag; gleichzeitig markierte die Schreibspitze dieses Ereignis. Der Vogel flog davon,

1) Sonst spürt der Vogel keinen Schlag wegen der stark verhornten Epidermis, die als Isolator dient.

um gleich nachher die Stange wieder zu berühren und einen neuerlichen Schlag zu bekommen; er verliess die Stange sofort wieder, berührte sie von neuem, bekam wieder einen Schlag, flog davon usw.

Da die Umlaufgeschwindigkeit des Kymographion bloss gering war (in einer Minute rund 1,4 mm) und der Vogel im Versuchsanfange sehr rasch nacheinander die Stange berührte, so überlagerten sich die einzelnen Striche in der Kurve. Um nun die Zahl der Schläge genauer ermitteln zu können, notierte ich dieselben auf einem Papier; gleichzeitig notierte ich die Dauer der einzelnen Versuchsstadien. Als limes bestimmte ich, dass der Vogel die Stange zumindestens während 30 Minuten nicht berühren durfte. Nachdem nach dem letzten Schlag 30 Minuten vergangen waren, schaltete ich den Induktionsapparat aus; der Zeitmarkierer blieb indessen eingeschaltet. Ich wollte dadurch, dass der Vogel das Verschwinden der erworbenen Gewohnheit, d. h. die erste erneuerte Berührung der Stange auf dem Kymographion, markieren musste, die absolute Dauer der Gewohnheit und den Vorgang des Vergehens derselben genau bestimmen können. Nachdem das Versuchstier wiederum auf die Stange gesprungen war, liess ich den Vogel noch einige Zeit (etwa 10 Minuten) im Versuchskäfige verweilen.

Daraufhin nahm ich den Vogel heraus und setzte denselben in den Wohnkäfig zurück. Hiermit nahm der Versuch sein Ende.

Die Versuchsergebnisse, die in der Tabelle 23 und in den Kurven (Fig. 52) niedergelegt sind, gestatteten mir, die Dauer wie auch den Vorgang der einzelnen Stadien des Werdeganges der untersuchten Gewohnheit genau zu analysieren.

Tabelle 23.

Nummer des Vogels	Zahl der Schläge	Dauer der Lernperiode in Minuten	Dauer der erworbenen Gewohnheit in Minuten
1	24	37	72
2	20	2	91
3	17	12	98
4	11	2	34
5	43	34	39
6	24	52	100
7	15	11	32

Was zunächst die Tabelle betrifft, so ergibt sich, dass die kürzeste Lernperiode 2 Minuten (Nr. 2 und 4), die längste 52 Minuten (Nr. 6)

dauerte. Die geringste Zahl der Schläge, und zwar 11, bekam Nr. 4 und die grösste (43) Nr. 5. Die längste Dauer der erworbenen Gewohnheit (100 Minuten) wies Nr. 6 auf und die kürzeste (32) Nr. 7 (Tabelle 23).

Die näheren Beziehungen zwischen der Zahl der Schläge, Dauer der Lernperiode und Dauer der Gewohnheit lassen sich nicht erkennen.

Es besteht möglicherweise eine allgemeine Beziehung zwischen der Dauer der Lernperiode und der Dauer der erworbenen Gewohnheit in dem Sinne, dass bei den Tieren, die kürzere Lernperioden aufweisen, die erworbene Gewohnheit kürzer als bei den Tieren mit längeren Lernperioden dauerte. Wenigstens verschwand die Gewohnheit bei dem Vogel Nr. 4, dessen Lernperiode bloss 2 Minuten währte, schon nach 34 Minuten. Hingegen bewahrte der Vogel Nr. 6, dessen Lernperiode die längste war (52 Minuten), die Gewohnheit am längsten (100 Minuten).

Wenn ich nun den Vorgang der einzelnen Stadien der Gewohnheit zu analysieren versuche, so möchte ich mit der Lernperiode beginnen (Fig. 52).

Der Verlauf der Lernperiode (Fig. 52, Kurven Nr. 1 bis inkl. 7 *A B*) zeigt deutlich zwei Typen von Vögeln. Zu dem ersten Typus gehören die Vögel, deren Lernzeit kurz, aber intensiv ist: die ganzen diesbezüglichen Kurven sind dicht mit Strichen (Schlägen) erfüllt. Dieser Typus lernt sozusagen in einem Zug, und die Gewohnheit wird rasch und auf einmal erworben (Nr. 2 und 4).

Der zweite Typus lernt langsam und eher träge als intensiv: die einzelnen Striche (Schläge) folgen durch grosse Abstände getrennt aufeinander. Die hierher gehörigen Vögel lernen sozusagen auf Raten, und die Gewohnheit wird nur allmählich erworben (Nr. 5, 1, 6).

Die Vögel Nr. 7 und 3 stehen in der Mitte zwischen diesen beiden scharf ausgesprochenen Gruppen.

Der Kurvenabschnitt (*B C*), der sich auf die Dauer der Gewohnheit bezieht, kann selbstverständlich bloss eine gerade Linie ohne jede Zacke darstellen.

Der Abschnitt, der sich auf die Vergessensperiode bezieht, könnte sich, wie dies a priori denkbar war, zweierlei gestalten, und zwar könnten die Vögel die Stange zunächst versuchsweise wiederholt berührt haben, um sich dann erst definitiv niederzusetzen. Wenn dies der Fall sein sollte, so müsste die Vergessensperiode einigermaassen der Lernperiode ähneln. Denn in der Tat müsste der Vogel, bei dem die frühere Gewohnheit (auf der Sitzstange zu sitzen) nunmehr

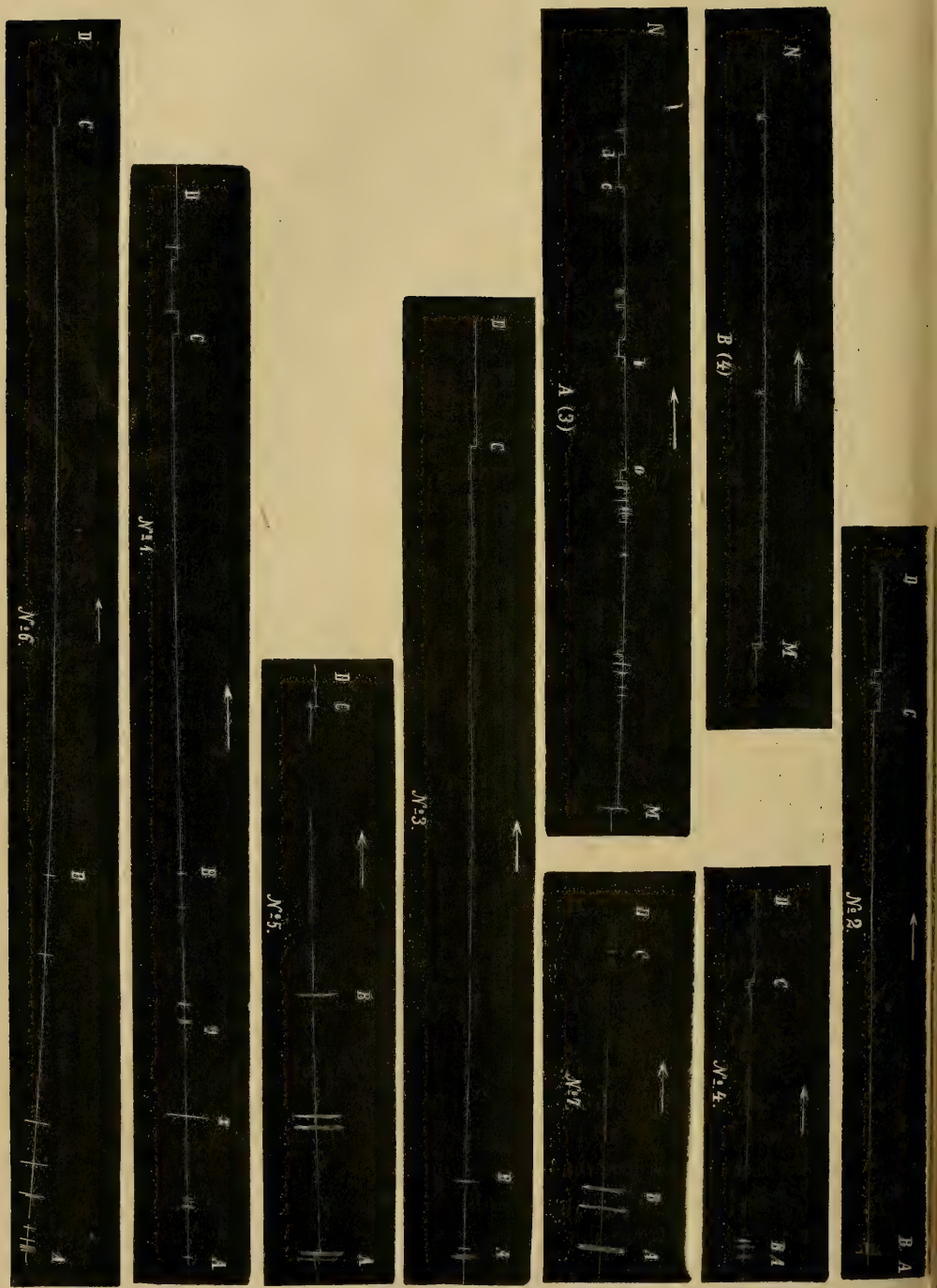


Fig. 52. (Erklärung siehe S. 195.)

wieder die Oberhand über die neu erworbene (die Stange zu vermeiden) gewonnen haben würde, sich seinerzeit wiederum allmählich an die Stange gewöhnen. Ein solches Verhalten würde aber wahrscheinlich beweisen, dass der Vogel die Sitzstange wiederum berührt hatte, bevor die neue Gewohnheit, durch die Zeit zwar abgeschwächt, aber nicht gänzlich verlorengegangen war. Oder aber es könnte der Vogel sich auf der Stange auf einmal, ohne jeden vorangehenden Versuch, niedersetzen und dieselbe nicht mehr verlassen. Dieses Verhalten würde aber wahrscheinlich beweisen, dass der Vogel auf die Sitzstange erst dann hinaufspringen würde, wenn die erworbene Gewohnheit durch die Zeit gänzlich verschwunden wäre.

Figurenerklärung.

Fig. 52. Die mnemographischen Kurven von Kanarienvögeln. Die Kurven *A (3)* und *B (4)* zeigen das Verhalten zweier Vögel, Nr. 3 [*A (3)*] und Nr. 4 [*B (4)*] während der Vorversuche: Bei *M* ist der Anfang und bei *N* der Schluss des Vorversuches. In der Kurve *A (3)* zeigen *a b* die obere (der Vogel berührt die Sitzstange), *c d* die untere (der Vogel berührt die Sitzstange nicht) Staffel. Die Kurven Nr. 1 bis inkl. Nr. 7, die nach der Dauer der Lernperioden geordnet sind, zeigen den Werdegang der erworbenen Gewohnheit. In sämtlichen drei Kurven bedeuten: *A B* Lernperiode, *B C* Dauer der erworbenen Gewohnheit, *C D* Vergessensperiode (bei *C* setzte sich der Vogel wiederum auf der Sitzstange nieder). In der Kurve Nr. 1 bekam der Vogel bei *x* keinen Schlag. Von *x* bis *y* wurde das ganze Kymographion vom Beobachter verschoben, so dass die Kurve um diese Strecke *x y* kürzer sein sollte. Die Pfeile zeigen in sämtlichen Kurven die Bewegungsrichtung des Kymographions.

Wie die sämtlichen diesbezüglichen Kurvenabschnitte (*C D* in Fig. 52) bezeugen, war der zweite Fall realisiert: nachdem die Vögel die Stange während einer kürzeren oder längeren Zeit (*B C* Dauer der Gewohnheit) nicht berührt hatten, sprangen die Tiere plötzlich auf die Stange hinauf (bei *C*) und blieben daselbst zumindestens ein paar Minuten ruhig sitzen. Es verdient das Verhalten der Vögel im Endabschnitt der Dauer der Gewohnheit (also in dem Zeitabschnitt rechts von *C*) erwähnt zu werden. Dieses Verhalten zeichnet sich durch eine steigende motorische Unruhe aus, die schliesslich zum Hinaufspringen auf die Sitzstange führt[1]).

Die einzelnen Stadien dieses Verhaltens sind folgende:

1. der Vogel bleibt am Boden bzw. an der Käfigwand ruhig sitzen
2. der Vogel beginnt sich etwas zu bewegen und zu fressen;
3. die Intensität und Extensität der Bewegungen nimmt zu;
4. schliesslich bewirkt meistens ein zufälliger leiser Reiz das plötzliche Hinaufspringen auf die Sitzstange.

1) Ähnliches Verhalten zeigten in den oben beschriebenen Versuchen die weissen Mäuse vor dem Verlassen der Scheibe während der Lernperiode.

Zum Schluss möchte ich noch das etwas abweichende Verhalten des Vogels Nr. 6 kurz beschreiben.

Dieser Vogel, der sich durch grosse Beweglichkeit auszeichnete, wies die allerlängste Lernperiode[1]) auf. Das Tier konnte die Neigung, auf die Sitzstange immer von neuem hinaufzuspringen, erst dann überwinden, nachdem eine neue motorische Gewohnheit entstanden war. Diese Gewohnheit bestand darin, dass der Vogel auf der konstant bleibenden Bahn vom Käfigboden bis zu einer stets gleichen Stelle der Käfigwand heranflog, woselbst er einige Sekunden fest angeklammert blieb und hierauf wieder heruntersprang. Die Sitzstange berührte er dabei nicht. Nach kurzer Zeit wiederholte der Vogel immer von neuem die gleichen Sprünge usw. Dieser Vogel zeigte auch die allerlängste Dauer der erworbenen Gewohnheit: er berührte die Sitzstange während 100 Minuten nicht. Möglicherweise steht diese lange Dauer im Zusammenhang mit dem Erwerben der oben erwähnten Nebengewohnheit, die wiederum überwunden sein musste, bevor der Vogel, der mitunter die bekommenen Schläge vergessen hatte, zur Sitzstange zurückgekehrt war.

Wenn man nun die Versuche an Kanarienvögeln von dem in der Einleitung erörterten methodologischen Standpunkte aus betrachtet, so stellt sich heraus, dass es gelungen ist, den Werdegang (d. h. Entstehen — Fortdauern — Vergehen) einer rezeptorisch-motorischen Gewohnheit in einer kontinuierlich verlaufenden Untersuchung zu erforschen.

Zusammenfassung.

Die beschriebenen Untersuchungen bezweckten den Werdegang (d. h. Entstehen — Fortdauern — Vergehen) motorisch-rezeptorischer Gewohnheiten in einer kontinuierlich verlaufenden Untersuchung zu erforschen.

Die Versuche wurden an Goldfischen, weissen Mäusen und Kanarienvögeln ausgeführt.

Wenn man die Versuchsergebnisse vom erwähnten methodologischen Standpunkte aus betrachtet, so konnte ich in den Versuchen an Fischen bloss das erste Stadium des Werdeganges einer erworbenen Gewohnheit, d. h. bloss deren Entstehen kontinuierlich verfolgen.

---

1) Vgl. hierzu oben die anlässlich der Beschreibung der Versuche an Goldfischen gemachte Bemerkung über den Zusammenhang zwischen der übermässigen Beweglichkeit und der Lernfähigkeit.

Die Ergebnisse der Versuche an weissen Mäusen zeigten insofern einen methodologischen Fortschritt, als es bereits gelang, neben dem Entstehen die einzelnen Stadien des Vergehens der erworbenen Gewohnheit zu untersuchen. Diese letztere Untersuchung war indessen keine kontinuierlich verlaufende.

Erst in den Versuchen an Kanarienvögeln gelang es, alle Stadien des Werdeganges einer erworbenen Gewohnheit mit Hilfe eines eigens konstruierten und automatisch funktionierenden Apparates in kontinuierlicher Untersuchung (auf graphischem Wege) zu analysieren.

3. Ein experimenteller Beitrag zur Analyse der bei Entstehung neuer Gewohnheiten mitwirkenden Faktoren.

Einleitung.

Die prinzipielle Frage, wie eigentlich ein Tier lernt, ob passiv oder aktiv, ist bisher noch nicht entschieden.

Lässt es eine motorische Gewohnheit dadurch entstehen, dass es einige motorische Reaktionen viele Male wiederholen muss, und dass schliesslich nach der Wahrscheinlichkeitstheorie diejenige Reaktion konstant bleibt, die in der kürzesten Weise zum Ziele führt[1])?

Oder kommt die ausschlaggebende Bedeutung beim Lernen den inneren Impulsen, der Aktivität des Tieres selbst, zu?

Das Problem des Verhaltens eines Tieres beim Entstehen rezeptorisch-motorischer Gewohnheiten lässt sich demnach auf die Frage zurückführen, ob das passive Gezwungensein zur interessenlosen Ausführung einer motorischen Reaktion genügt, um diese Reaktion in der Form einer Gewohnheit zu fixieren; oder ob es für die letztere einer durch das vitale Interesse bewirkten, aktiven Anteilnahme des Tieres bedarf[2]).

Erste Versuchsreihe.

Um diesen Problemen näher zu kommen, schien mir das Anstellen der Versuche an weissen Ratten mit der Labyrinthmethode besonders aussichtsreich.

---

1) Vgl. hierzu J. B. Watson, Behavior S. 251 ff. 1914.

2) Dieses Problem wäre möglicherweise bei den verschieden organisierten Tierarten auch etwas abweichend zu stellen. Es ist nämlich möglich, dass die Faktoren, die die Entstehung eines gewohnheitsmässigen Bewegung-komplexes bewirken, je nach der Organisationsstufe des Nervensystems verschieden sind.

Denn einerseits ist diese Methode an die normalen Lebensbedingungen der Ratten vorzüglich angepasst; andererseits aber haben die sorgfältigen Untersuchungen von Watson festgestellt, dass die Ratten ausschliesslich auf Grund der kinästhetischen Rezeption die Labyrinthgewohnheit ausbilden[1]), so dass wir es hier bloss mit einer bestimmten Reihe von Rezeptionen zu tun haben.

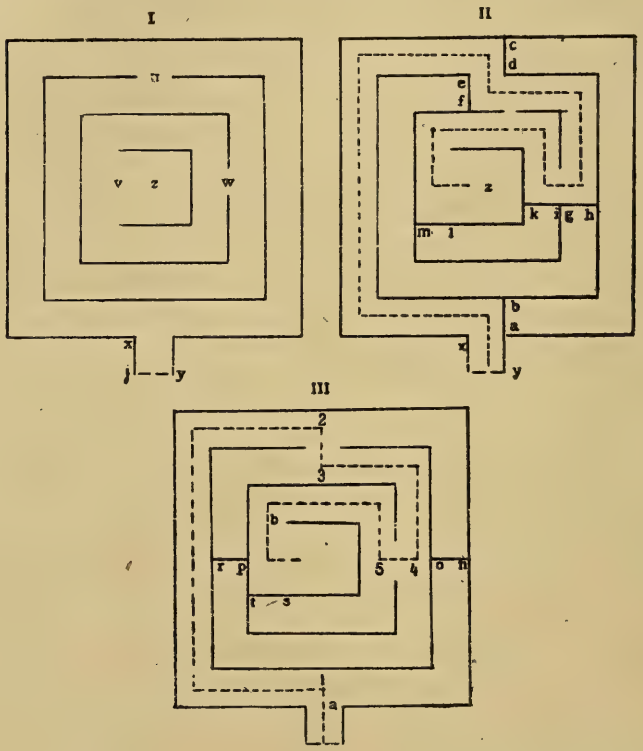


Fig. 53. Der Grundriss des Labyrinthes. Die gestrichelte Linie bedeutet den kurzen Weg, auf dem die Ratte das Labyrinth durchlaufen konnte. (Die näheren Erklärungen im Texte.)

Die Idee meiner Versuche bestand nun darin, eine Serie von Ratten zunächst ein Labyrinth stets auf dem kürzesten Wege wiederholt durchlaufen zu lassen, und dann ferner nach dem absolvierten Training diese Tiere, neben den untrainierten Kontrolltieren, das gleiche Labyrinth selbständig „lernen" zu lassen.

---

1) J. B. Watson, Kinaesthetic and organic sensations; their rôle in the reactions of the white rat to the maze. Psychol. Mon. Ser. Nr. 33.

Der Grundriss des Labyrinthes, das ich für diese Versuche benutzte, zeigt die Fig. 53.

Wie aus der Fig. 53 zu ersehen ist, bestand der Apparat aus vier quadratischen Kasten. Die Dimensionen der schwarz gestrichenen Kasten, die ohne Deckel und Boden waren, waren folgende: die Seite des grössten Kastens betrug 92 cm, die der zwei nächstfolgenden 74 und 54 cm und die des kleinsten 36 cm. Die Höhe der Wände war 10 cm; von oben war der ganze Apparat mit einem mit Drahtnetz bespannten Rahmen zugedeckt. Die Labyrinthgänge waren 8 cm breit; die gleiche Breite hatten die Öffnungen, durch welche je zwei Kasten miteinander in Verbindung standen (Fig. 53, I, *a*, *w*). Der kleinste Kasten bestand bloss aus drei Wänden. Dieser Kasten wurde bei dem Versuche an dem Wohnkäfig der Versuchsratte derart angebracht, dass eine der Längswände des Käfigs die fehlende Kastenwand (vgl. Fig. 53, I) ersetzte; nachdem die Glasscheibe, aus der diese Käfigwand bestand, entfernt worden war, konnte die Ratte direkt aus dem Labyrinth in ihren Wohnkäfig gelangen.

An der Vorderwand des äusseren Kastens wurde ein 20 cm langer Vorhof (*xy*) mit der Tür (*jy*) (Fig. 53, I) angebracht; dieser Vorhof diente zum Einsetzen der Ratte in den Apparat zum Beginne eines Versuches. Der ganze Apparat war auf einem Tische, der mit dunklem Wachstuch bedeckt war, aufgestellt. Dass das Wachstuch nach jedem Versuche mit Seifenwasser und Schwamm gründlich gewaschen war, bedarf kaum der Erwähnung.

Während des Versuches befand sich der Beobachter hinter der Tür (*jy*); ein schwarzer Schirm, der vom Plafond herabhing, verdeckte den Beobachter; der letztere konnte bloss durch ein Guckloch im Schirme das Tier im Labyrinthe beobachten.

Die zu den Versuchen verwendeten acht weissen Ratten waren zu Beginn der Versuche ca. 9 Wochen alt; sie stammten sämtlich von einem Wurf. Die Ratten D und 4 waren Weibchen; alle anderen Männchen.

Die Versuche fanden zweimal täglich, und zwar zwischen $9^1/_2$ bis 11 Uhr vormittags und $1^1/_2$—3 Uhr nachmittags, statt.

Der Verlauf der ganzen Versuchsserie war folgender:

Nachdem die Versuchsratten in zwei Serien (A—D und 1—4) geteilt worden waren, liess ich die Tiere der Serie A—D täglich zweimal in den eben erwähnten Tageszeiten im Labyrinthe laufen.

Das Labyrinth war in diesen Vorversuchen so durch die Scheidewände *ab*, *cd*, *ef*, *hg*, *ik* und *lm* abgetrennt, dass die Versuchsratte vom Vorhof *xy* auf dem kürzesten, in der Figur durch die gestrichelte Linie angedeuteten Wege laufen musste, um zu dem im Kasten *Z* angebrachten Wohnkäfig zu gelangen (Fig. 53, II). Wenn die Versuchsratte keine Neigung zeigte, sich fortzubewegen, wurde sie durch leise Stösse von rückwärts dazu angespornt. Die Ratten A bis C bedurften relativ weniger Stösse, um den ganzen Weg zurückzulegen; bloss die Ratte D musste man öfters stückweise fortschieben, um dieselbe schliesslich zum Wohnkäfig zu bringen.

An jeder Ratte wurden täglich zehn (fünf vor- und fünf nachmittags) derartige Versuche während der 10 aufeinanderfolgenden Tage angestellt, so dass zum Schluss der ganzen Versuchsserie jede Ratte den obenerwähnten Weg vom Vorhof bis zum Wohnkäfig im Labyrinthe 100mal zurückgelegt hatte. Dabei machten die Ratten (mit teilweiser Ausnahme von der Ratte D) diesen Weg, indem sie sich aktiv bewegten und nicht etwa passiv fortgeschoben worden waren [1]) so dass hier alle Vorbedingungen geschaffen waren, um den Tieren die zur Ausbildung der Labyrinthgewohnheit notwendige Entstehung der bestimmten kinästhetischen Rezeptionen zu ermöglichen; allerdings vorausgesetzt, dass die Entstehung einer solchen Gewohnheit ohne die durch ein vitales Interesse bewirkte aktive Anteilnahme des Tieres überhaupt möglich wäre.

Um nun den Ratten der Serie A—D nicht den Vorsprung des rein motorischen Trainings zu gewähren, wurden die Ratten der Serie 1—4, also Kontrolltiere, in der gleichen Zeit, als die Ratten A—D im Labyrinth laufen mussten, aus ihren Wohnkäfigen herausgenommen und in einen ca. 90 qcm grossen Käfig gesetzt und gezwungen, sich dorthin zu bewegen.

Nachdem die Vorversuche beendigt worden waren, wusch ich

---

1) Durch den letzteren Umstand unterschieden sich meine Versuche vom „Putting the animal through the act" der Amerikaner; um zum Beispiel die Nachahmungsfähigkeit eines Hundes zu prüfen, nimmt der Beobachter die Pfote des Tieres in die Hand und macht mit derselben alle Bewegungen durch (drückt die Hebel auf usw.), die zum Aufmachen eines Vexierkastens nötig waren. Nachdem solche Versuche vielmals wiederholt worden waren, liess man den Hund selbständig den gleichen Vexierkasten öffnen, um sich zu überzeugen, ob die vorangegangene Übung die jetzige Handlung beinflussen könnte. (Vgl. z. B. Watson, l. c. S. 276ff.)

den ganzen Apparat mit Äther und das Wachstuch mit Seife und nachher mit Äther gründlich aus.

Daraufhin entfernte ich sämtliche Scheidewände, so dass der Apparat das Bild darstellte, wie es in Fig. 53, I gezeigt ist. In den so hergerichteten Apparat setzte ich nun beide Serien von Ratten je für einige Stunden, um die Tiere mit dem ganzen Apparat vertraut zu machen.

Nachdem wiederum der ganze Apparat und das Wachstuch gereinigt worden waren, setzte ich ins Labyrinth die Scheidewände *on*, *rp* und *ts* (Fig. 53, III) derart ein, dass auch jetzt der kürzeste Weg vom Vorhof bis zum Zentrum des Labyrinthes mit dem Wohnkäfig der gleiche wie in den Vorversuchen blieb. (Vgl. Fig. 53, II und III die gestrichelte Linie.)

Bei dieser Anordnung des Apparates führte ich nun die Hauptversuche aus.

Da ich als Impuls zur Ausführung der Handlung den Hunger verwendete, bekamen die Versuchstiere das Futter bloss nach dem Versuche. Und zwar setzte ich vor dem Versuche in den Wohnkäfig ein etwas mit Milch erweichtes Brot und einen Napf mit Wasser, so dass das Tier es, nachdem das Labyrinth durchlaufen und den Käfig erreicht hatte, in demselben stets Nahrung vorfand. Dabei war bei den Vormittagsversuchen bloss ganz wenig Futter (ab 19. Versuch wurde diese Portion noch geringer gemacht), bei den Nachmittagsversuchen hingegen so viel, wie das Tier nur verzehren konnte. Eine Stunde nach dem Nachmittagsversuche wurden stets die Reste vom Futter und der Wassernapf entfernt, und das Tier bekam das Futter erst wieder am nächsten Tage nach dem Vormittagsversuche usw.

Während des Versuches maass ich die Zeit, die die Ratte brauchte, um von *a* bis *b* (Fig. 53, III) zu gelangen; ausserdem trug ich in ein Diagramm ein, wie das in Fig. 53, III dargestellt ist, wie viele Male die Ratte einen Gang betreten hatte. Wenn die Ratte bloss die Hälfte eines Ganges zurücklegte und dann umkehrte, deutete ich dies durch ein Kreuz an; wenn die Ratte aber den ganzen Gang durchlief, markierte ich das durch einen Strich. Auf diese Weise konnte ich nachträglich den Weg berechnen, den die Ratte im Labyrinthe zurücklegte, bevor sie den Wohnkäfig erreicht hatte.

Tabelle 24.

Nummer des Versuches	Ratte A		Ratte B		Ratte C		Ratte D		Durchschnitt von A—B	
	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm
1	314	1369	281	1251	265	1453	88	1071	237	1336
2	272	913	111	671	114	939	49	778	136	825
3	81	947	71	707	110	1021	33	685	74	840
4	68	1041	553	1001	31	501	16	523	167	766
5	198	1427	380	1109	174	1939	65	965	206	1360
6	31	685	55	561	25	685	15	685	31	654
7	21	685	120	587	20	597	19	671	45	635
8	27	1003	90	885	20	635	8	431	36	738
9	74	909	49	501	27	577	8	385	39	593
10	86	1057	109	685	45	1017	7	339	62	774
11	29	685	96	727	38	1057	12	523	44	748
12	331	1163	?	541	25	819	10	523	122	1001
13	18	2563	32	431	14	501	9	523	18	504
14	156	447	42	339	20	635	11	523	57	736
15	115	1227	51	593	58	1299	11	523	59	910
16	36	561	39	671	40	1171	7	523	30	731
17	16	685	17	523	115	1151	50	895	49	813
18	17	431	31	781	15	561	9	523	18	574
19	11	631	16	514	11	501	25	803	16	612
20	7	339	7	339	17	685	7	431	9	448
21	11	339	17	431	76	1191	11	523	29	621
22	8	339	9	431	21	785	12	523	12	519
23	10	431	18	431	20	745	16	655	16	565
24	5	339	8	339	12	685	14	685	10	512
25	6	339	28	512	21	661	24	523	17	509
26	4	339	8	339	10	501	8	431	7	402
27	7	339	55	773	13	523	13	523	22	539
28	4	339	8	339	6	339	5	339	6	339
29	18	385	13	385	12	447	8	385	13	400
30	5	339	5	339	8	431	9	523	7	408
31	6	339	9	339	11	477	10	431	9	339
32	12	593	6	339	6	431	12	477	9	460
33	6	339	6	339	13	477	49	799	18	488
34	4	339	5	339	7	339	12	671	7	422
35	21	431	7	339	8	339	36	707	18	454
36	4	339	4	339	5	339	9	523	5	385
37	11	339	7	339	6	339	16	523	10	385
38	5	339	5	339	6	393	6	339	5	352
39	10	339	8	339	17	339	11	339	11	339
40	7	339	5	339	5	339	8	477	6	372
41	23	431	12	339	34	685	9	339	19	448
42	6	339	9	447	9	447	5	339	7	393
43	15	339	6	339	13	523	8	523	10	431
44	5	339	5	339	4	339	5	339	5	339
45	10	339	5	339	11	339	7	339	8	339
46	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
47	8	339	6	339	11	339	14	523	10	385
48	6	431	6	339	5	339	4	339	5	362
49	7	339	6	339	6	339	6	339	6	339
50	4	339	5	339	5	339	4	339	4	339
51	8	339	6	339	39	431	5	339	14	362
52	5	339	4	339	4	339	4	339	4	339
53	7	339	6	339	6	339	5	339	6	339

Tabelle 24.

Nummer des Versuches	Ratte 1		Ratte 2		Ratte 3		Ratte 4		Durchschnitt von 1—4	
	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm
1	263	907	147	1183	278	955	120	793	202	962
2	115	767	88	1334	149	727	306	857	164	921
3	105	919	40	600	100	887	294	1436	135	960
4	68	501	71	712	64	1277	98	745	75	809
5	50	685	22	685	28	745	95	501	49	654
6	49	777	19	413	26	685	192	1059	71	733
7	42	967	33	877	25	593	46	685	36	780
8	15	685	9	523	12	339	45	635	20	545
9	21	501	17	685	17	685	14	501	17	593
10	16	501	12	560	27	649	29	523	22	558
11	14	501	14	685	15	523	27	523	17	558
12	20	554	6	339	23	569	24	685	18	537
13	28	393	5	339	23	745	34	635	22	528
14	39	961	4	339	19	671	18	671	20	610
15	27	685	10	501	20	523	12	501	17	552
16	235	1081	6	339	7	339	16	501	66	565
17	151	717	11	523	8	339	24	833	48	603
18	215	747	103	1483	16	523	15	339	87	773
19	62	671	25	839	9	385	12	523	27	604
20	29	393	19	1010	8	431	13	523	17	587
21	6	339	25	833	7	339	12	523	12	508
22	9	339	15	635	15	523	7	339	11	459
23	5	339	52	501	10	338	14	685	20	466
24	7	339	10	501	9	477	5	339	8	414
25	9	339	30	501	7	339	18	685	16	466
26	5	339	16	745	5	339	6	339	8	440
27	7	339	12	501	12	477	8	523	10	460
28	5	339	21	937	5	339	5	339	9	488
29	5	339	46	501	14	569	6	339	18	437
30	4	339	7	339	10	450	5	339	6	367
31	8	339	29	593	8	339	11	523	14	448
32	5	339	6	339	5	339	8	477	6	373
33	5	339	12	501	6	339	7	339	7	379
34	4	339	6	393	7	339	9	523	6	385
35	7	339	16	501	6	339	7	339	9	379
36	4	339	7	339	14	523	5	339	7	398
37	5	339	15	501	6	339	6	339	8	379
38	5	339	6	339	6	339	9	547	6	391
39	5	339	6	339	6	339	7	339	6	339
40	5	339	5	339	5	339	7	431	5	362
41	6	339	7	339	6	339	10	339	7	339
42	4	339	5	339	10	501	8	447	7	406
43	6	339	7	339	6	339	4	501	6	379
44	4	339	5	339	8	339	5	338	5	339
45	6	339	15	523	7	339	14	501	10	425
46	5	339	5	339	5	339	5	339	5	339
47	5	339	12	501	5	339	8	339	7	379
48	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
49	5	339	8	339	5	339	6	339	6	339
50	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
51	5	339	6	339	6	339	5	339	5	339
52	4	339	5	339	6	339	5	339	5	339
53	5	339	6	339	6	339	5	339	5	339

Tabelle 24 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	Ratte A		Ratte B		Ratte C		Ratte D		Durchschnitt von A—D	
	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm
54	5	339	4	339	6	339	5	339	5	339
55	14	339	5	339	10	339	5	339	8	339
56	4	339	4	339	5	339	4	339	4	339
57	12	339	8	339	31	685	5	339	14	439
58	5	339	5	339	5	339	4	339	5	339
59	33	339	4	339	9	339	7	339	13	339
60	4	339	5	339	5	339	4	339	4	339
61	9	339	5	339	6	339	5	339	6	339
62	5	339	4	339	4	339	8	501	5	379
63	15	339	11	339	22	523	23	597	18	449
64	6	339	5	339	4	339	5	339	5	339
65	9	339	5	339	24	655	4	339	10	418
66	6	339	4	339	4	339	4	339	4	339
67	8	339	5	339	10	339	7	339	7	339
68	5	339	4	339	4	339	8	523	5	385
69	7	339	5	339	9	393	8	431	7	375
70	5	339	4	339	4	339	5	339	4	339
71	8	339	4	339	7	339	6	339	6	339
72	5	339	4	339	4	339	5	339	4	339
73	9	339	10	431	7	339	11	431	9	385
74	4	339	4	339	7	339	5	339	5	339
75	17	339	5	339	10	339	7	339	10	339
76	5	339	4	339	4	339	4	339	4	339
77	?	339	5	339	6	339	7	339	6	339
78	5	339	4	339	5	339	6	339	5	339
79	14	339	5	339	10	339	8	339	9	339
80	4	339	4	339	5	339	5	339	4	339
81	8	339	5	339	6	339	6	339	6	339
82	5	339	4	339	4	339	5	339	4	339

Diese Versuche, die ich an beiden Serien von Ratten in der ganz gleichen Weise durchführte, dauerten so lange, bis sämtliche Ratten erlernt hatten, das Labyrinth auf dem kürzesten Wege zu durchlaufen.

Die Versuchsergebnisse sind in der Tabelle 24, Tabelle 25 und in den Kurven der Fig. 54 dargelegt. Zum Verständnis der Tabellen ist vorauszuschicken, dass der kürzeste Weg, auf dem die Ratte vom Vorhof bis zu dem im Zentrum des Labyrinthes angebrachten Wohnkäfig lief (die gestrichelte Linie *a b* in der Fig. 53, III) 339 cm betrug.

Bei der Berechnung der Durchschnittszahlen für die Zeit und den Weg wurde weniger als 0,5 und 0,5 = 0 mehr als 0,5 = 1 angenommen.

Die Tabelle der Fehler (Tab. 25) zeigt, wievielmal ein Tier bei einem Versuche den falschen Gang betreten hatte.

Als Fehler wurde aufgefasst, wenn ein Tier entweder den falschen Gang betrat oder in dem richtigen Gange kehrt machte (Tab. 24, 25).

Tabelle 24 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	Ratte 1		Ratte 2		Ratte 3		Ratte 4		Durchschnitt von 1—4	
	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm	Zeit Sek.	Weg cm
54	4	339	5	339	5	339	4	339	4	339
55	5	339	8	393	?	339	6	339	6	352
56	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
57	5	339	8	339	7	339	8	339	7	339
58	5	339	5	339	7	431	6	339	6	362
59	10	339	7	339	5	339	5	339	7	339
60	5	339	4	339	5	339	5	339	5	339
61	6	339	7	339	6	339	5	339	6	339
62	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
63	6	339	7	339	5	339	6	339	6	339
64	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
65	5	339	6	339	6	339	9	393	6	352
66	18	487	5	339	5	339	5	339	8	376
67	6	339	7	339	5	339	5	393	6	352
68	4	339	5	339	5	339	17	653	8	417
69	6	339	10	431	6	339	5	339	7	362
70	4	339	5	339	5	339	4	339	4	339
71	13	339	9	393	10	339	6	339	9	352
72	4	339	5	339	5	339	4	339	4	339
73	8	339	6	339	6	339	6	339	6	339
74	5	339	5	339	5	339	5	339	5	339
75	5	339	8	339	6	339	6	339	6	339
76	8	523	5	339	5	339	4	339	5	385
77	4	339	5	339	6	339	12	339	7	339
78	4	339	5	339	5	339	5	339	5	339
79	6	339	7	339	6	339	6	339	6	339
80	5	339	4	339	7	339	4	339	5	339
81	4	339	6	339	9	339	6	339	6	339
82	5	339	5	339	5	339	4	339	5	339

Tabelle 25.

Nummer des Versuches	A	B	C	D	Durchschnitt von A—D	1	2	3	4	Durchschnitt von 1—4
1	7	9	11	4	7,75	3	5	5	4	4,25
2	5	2	5	3	3,75	3	6	3	6	4,50
3	4	2	4	2	3,00	5	3	4	7	4,75
4	4	5	1	1	2,75	1	4	6	2	3,25
5	6	5	8	5	6,00	2	2	2	1	1,75
6	2	1	2	2	1,75	3	1	2	4	2,50
7	2	3	2	2	2,25	3	3	2	2	2,50
8	3	4	1	1	2,25	2	1	0	1	1,00
9	4	1	2	1	2,00	1	2	2	1	1,50
10	5	2	4	0	2,75	1	2	2	1	1,50
11	2	2	5	1	2,50	1	2	1	1	1,25
12	11	2	3	1	4,25	1	0	1	2	1,00
13	2	1	1	1	1,25	1	0	2	2	1,25
14	6	0	1	1	2,00	4	0	2	2	2,00
15	5	2	5	1	3,25	2	1	1	1	1,25

Tabelle 25 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	A	B	C	D	Durchschnitt von A—D	1	2	3	4	Durchschnitt von 1—4
16	1	2	6	1	2,50	5	0	0	1	1,50
17	2	1	4	4	2,75	3	1	0	3	1,75
18	1	3	1	1	1,50	3	8	1	0	3,00
19	2	2	1	4	2,25	2	2	1	1	1,50
20	0	0	2	1	0,75	2	3	1	1	1,75
21	0	1	5	1	1,75	0	3	0	1	1,00
22	0	1	3	1	1,25	0	1	1	0	0,50
23	1	1	2	1	1,25	0	1	0	2	0,75
24	0	0	2	2	1,00	0	1	1	0	0,50
25	0	2	2	1	1,25	0	1	0	2	0,75
26	0	0	1	1	0,50	0	2	0	0	0,50
27	0	2	1	1	1,00	0	1	1	1	0,75
28	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0.50
29	1	1	1	1	1,00	0	1	2	0	0,75
30	0	0	1	1	0,50	0	0	1	0	0,25
31	0	0	1	1	0,50	0	2	0	1	0,75
32	2	0	1	1	1,00	0	0	0	1	0,25
33	0	0	1	2	0,75	0	1	0	0	0,25
34	0	0	0	1	0,25	0	0	0	1	0,25
35	1	0	0	2	0,75	0	1	0	0	0,25
36	0	0	0	1	0,25	0	1	1	0	0,50
37	0	0	0	1	0,25	0	1	0	0	0,25
38	0	0	1	0	0,25	0	0	0	2	0,50
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	1	0,25	0	0	0	1	0,25
41	1	0	2	0	0,75	0	0	0	0	0
42	0	1	1	0	0,50	0	0	1	1	0,50
43	0	0	1	1	0,50	0	0	0	1	0,25
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0,50
46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	0	0	0	1	0,25	0	1	0	0	0,25
48	1	0	0	0	0,25	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	0	1	0	0,25	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,25
56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	0	1	2	0	0,75	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0,25
59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	0	0	0	1	0,25	0	0	0	0	0
63	0	0	1	2	0,75	0	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	0	0	2	0	0,50	0	0	0	1	0,25
66	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0.25
67	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,25
68	0	0	0	1	0,25	0	0	0	2	0,50
69	0	0	1	1	0,50	0	1	0	0	0,25
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 25 (Fortsetzung).

Nummer des Versuches	A	B	C	D	Durchschnitt von A–D	1	2	3	4	Durchschnitt von 1—4
71	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,25
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	1	0	1	0,50	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0,25
77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
78	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
79	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
81	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
82	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

(Siehe Fig. 54 auf S. 208.)

Wie aus den Tabellen und den Kurven zu ersehen ist, unterscheiden sich die Lernvorgänge beider Serien von Versuchstieren durchaus nicht voneinander.

Das 100 mal wiederholte Durchlaufen des gleichen Weges in den Vorversuchen beeinflusste also nicht im positiven Sinne das definitive Erlernen des Labyrinthes.

Und doch, wenn die Entstehung einer neuen Gewohnheit — in unserem Falle der Labyrinthgewohnheit — ohne die aktive, durch ein vitales Interesse bedingte Anteilnahme des Tieres möglich wäre, so müsste dies 100 mal wiederholte Durchlaufen des Labyrinthes auf dem kürzesten Wege die für die Entstehung dieser Gewohnheit notwendigen kinästhetischen Rezeptionen wohl ausfixieren und wirksam machen. In dem definitiven Versuche genügten ja bloss 20—40 Versuche, um diese Gewohnheit entstehen zu lassen.

Daraus folgt, dass eine neue Gewohnheit nicht ausschliesslich infolge der oftmaligen zwangsmässigen Wiederholung einer Handlung entsteht, sondern dazu obendrein eine aktive, durch ein vitales Interesse bewirkte Anteilnahme des Tieres unumgänglich notwendig ist. Bloss wenn das letztere der Fall ist, sind die zureichenden Vorbedingungen gegeben, um die betreffenden Rezeptionen wirksam zu machen, das heisst dieselben mit einer bestimmten motorischen Reaktion zu verbinden.

Diese Behauptung findet ihre weitere Bestätigung in den Ergebnissen der nächstfolgenden zweiten Versuchsserie.

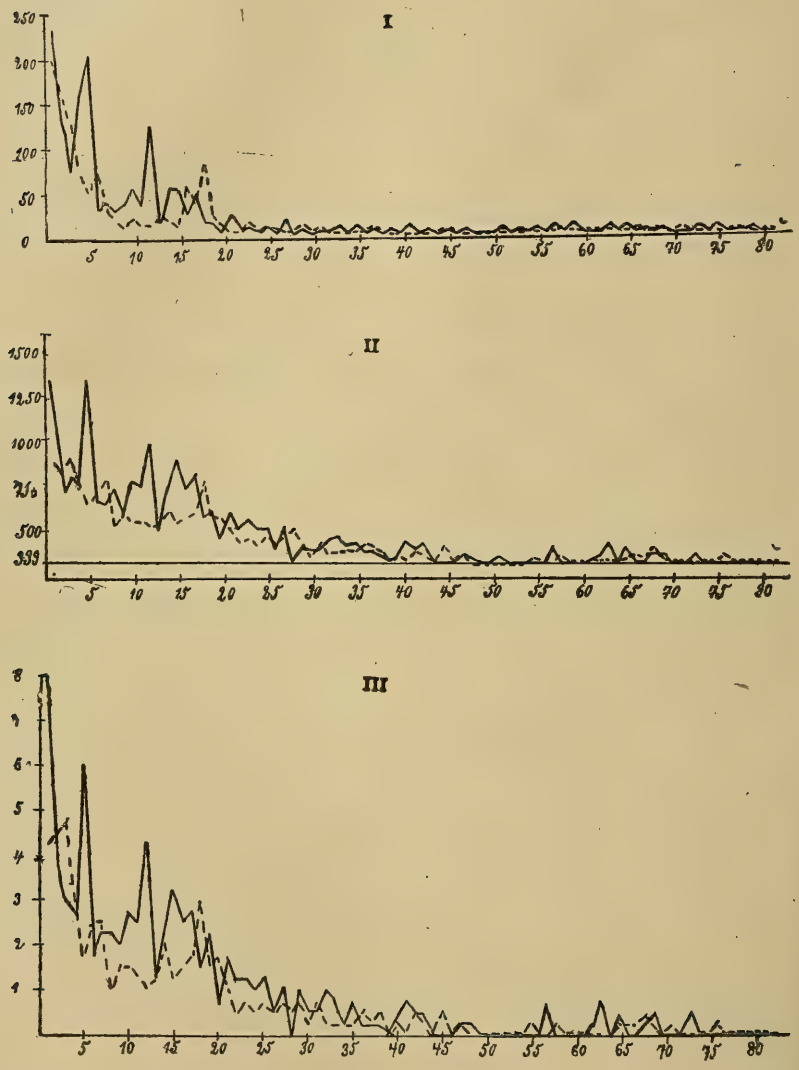


Fig. 54. Lernkurven. I. Zeitkurve, II. Wegkurve, III. Fehlerkurve. (Auf der Ordinatenachse sind in I die Zeit in Sekunden, in II der Weg in Zentimetern, in III die Fehlerzahl eingetragen; auf der Abszissenachse sind in sämtlichen Kurven die Versuchsnummern eingetragen.) Die ausgezogenen Kurven beziehen sich auf die vorher trainierten Ratten (die Durchschnittszahlen von den Tieren A—D); die gestrichelten Kurven beziehen sich auf die Kontrollratten (die Durchschnittszahlen von den Tieren 1—4).

Zweite Versuchsserie[1]).

Der zweiten Versuchsserie lag folgende Überlegung zugrunde: Um eine rezeptorisch-motorische Gewohnheit entstehen zu lassen, lässt man auf das Tier zunächst einen immer gleich bleibenden Reizkomplex, dessen Rezeption sich mit einer bestimmten motorischen Reaktion verbinden soll, wiederholt einwirken.

Dies ist aber unzureichend, um die gewollte rezeptorisch-motorische Assoziation herzustellen. Es muss obendrein noch ein innerer Zustand des Tieres herbeigeführt werden, der es überhaupt zur Ausführung einer Handlung zwingt. Dieser Erregungszustand, der seinen äusseren Ausdruck in der erhöhten allgemeinen Beweglichkeit findet, wird durch einen von dem Beobachter eigens dazu erwählten Faktorenkomplex bewirkt.

Wenn man zum Beispiel bei einer Ratte die „Labyrinthgewohnheit" entstehen lassen will, so lässt man zunächst das Tier im immer gleich bleibenden Labyrinth wiederholt laufen. Um jedoch das Tier überhaupt zum Laufen im Labyrinth zu veranlassen, versetzt man es in einem Erregungszustand, und zwar dadurch, dass man dasselbe vor dem Versuche hungrig hält; das heisst, man lässt durch die Entziehung des Futters einige Zeit vor dem Versuche einen Komplex innerer Impulse (= Hunger), die den Erregungszustand herbeiführen, sich wirksam machen.

Es entstehen nun bei weiterer Zergliederung des Problemes der für die nachträgliche Ausführung einer bereits fest erlernten Handlung nötigen Erregung zunächst zwei Fragen.

Die erste Frage betrifft die Erregungsintensität, die für die Ausführung der fest erlernten Handlung nötig ist.

Und zwar entsteht zuerst die Frage, ob für die Ausführung einer fest erlernten Handlung die Einwirkung bestimmter Faktoren, die früher bei dem Lernvorgang sich geltend machen mussten, um den nötigen Erregungszustand zu erzeugen, überhaupt noch unentbehrlich ist; oder vielmehr ob die Einwirkung des gewohnten Komplexes der äusseren Reize bereits genügt, um die für die Ausführung der erlernten Handlung nötige Erregung herbeizuführen. Sollte aber

---

1) Da die in diesem Kapitel berührten Fragen — meinem Dafürhalten nach — von einer gewissen Bedeutung für die physiologische Analyse des Begriffes „Trieb" sind, erlaubte ich mir die hier aufgestellten Probleme und Begriffe stellenweise mit möglicherweise übertriebener Genauigkeit zu schildern.

dies nicht der Fall sein, so fragt sich, wie gross die Intensität der durch die bestimmten inneren Impulse bewirkten Erregung sein muss, um die erlernte Handlung bei der Einwirkung der üblichen äusseren Reize auszulösen.

Die weitere Frage wäre, ob schon der schwächste Grad der durch die bestimmten inneren Impulse bewirkten Erregung genügt, um die erlernte Handlung ausführen zu lassen, oder ob dieser Grad erst eine gewisse Grösse erreichen muss, um im Sinne einer richtigen Ausführung der Handlung wirksam zu sein. Mit anderen Worten: ist die Erregungsschwelle zugleich das Erregungsoptimum für die richtige Ausführung der fest erlernten Handlung (sozusagen ob sie dem Alles-oder-Nichts-Gesetze unterworfen ist); oder schreitet diese Erregung von minimum über eine mittelgrosse Intensität bis zum Optimum fort, so dass die erlernte Handlung je nach dem Erregungsgrad stets vollkommener ausgeführt wird.

Um nun das Gesagte an dem oben erwähnten Beispiele der Labyrinthversuche zu erläutern, taucht zunächst die Frage auf, ob die Tiere, nachdem sie bereits erlernt haben, das Labyrinth auf dem kürzesten Wege und in der kürzesten, stets beinahe konstant bleibenden Zeit zu durchlaufen, diese Handlung auch in dem Falle fehlerlos ausführen, wenn sie nicht wie sonst im hungrigen, sondern im gesättigten Zustande ins Labyrinth eingebracht werden. Da nun die inneren Impulse, die die übliche, für ein fehlerloses Durchlaufen des Labyrinthes nötige Erregung erzeugten (= Hunger), fehlen so fragt sich, ob nun die blosse Einwirkung des gewohnten äusseren Reizkomplexes (= das Einbringen ins Labyrinth) genügen, um die Ratten zum fehlerlosen Durchlaufen des Labyrinthes zu veranlassen.

Sollten aber die gesättigten Ratten im gleichen Labyrinthe, das die gleichen Tiere sonst im hungrigen Zustande fehlerlos durchliefen, desorientiert werden, also die durch den gewöhnten Komplex der äusseren Reize bewirkte Erregung sich als zu schwach erweisen, um die Ratten zum fehlerlosen Durchlaufen des Labyrinthes zu veranlassen, so fragt sich weiter, ob schon der kaum sich geltend machende Hunger die Ratte in eine solche Erregung versetzt, die bereits zur richtigen Ausführung der fest erlernten Handlung (d. h. des richtigen Durchlaufens des Labyrinthes) ausreichend ist (Minimum = Optimum).

Sollte dies nicht der Fall sein, so müssten sich die in verschiedenen Graden hungrigen Ratten — stets ist die Rede von den

Ratten, die die Labyrinthgewohnheit fest erworben haben — verschieden in bezug auf das fehlerlose Ausführen der fest erlernten Handlung erweisen. Also müssten die ganz satten Ratten sich im Labyrinthe ganz desorientiert und die nur wenig hungrigen weniger desorientiert verhalten; schliesslich müssten die ganz hungrigen Tiere das Labyrinth ohne Fehler durchlaufen (Minimum — mittelgrosse Erregung — Optimum der Erregung).

Die zweite der oben erwähnten Fragen ist die folgende: ist die Erregung, die für die richtige Ausführung einer fest erlernten Handlung nötig ist, spezifisch, oder kann jede hinreichende Erregung die richtige Ausführung dieser Handlung herbeiführen; vorausgesetzt selbstredend die gleichzeitige Einwirkung des gewöhnten Komplexes der äusseren Reize.

Unter der spezifischen Erregung wird hier jene verstanden, die durch die gleichen, auch früher bei dem Lernvorgang wirkenden inneren Impulse herbeigeführt wird. Als eine nicht-spezifische Erregung wäre in diesem Falle jede Erregung zu nennen, die durch sonstige innere Impulse bewirkt wäre.

Um auf die Labyrinthversuche zurückzugreifen, lautet diese Frage einfach so, ob ausschliesslich der Hunger (= spezifische Erregung) die Ratte, die bereits die Labyrinthgewohnheit erworben hat, auch nun veranlasst, das Labyrinth fehlerlos zu durchlaufen. Oder ob auch andere Impulse, die eine hinreichende Erregung herbeiführen könnten (geschlechtliche Erregung, die Wirkung der Perioden der gesteigerten Aktivität im 24stündigen Zyklus, die Wirkung einiger Excitantia usw. = die nicht-spezifische Erregung), das richtige Durchlaufen des Labyrinthes einer gesättigten Ratte bewirken könnten.

Um nun zunächst der Frage nach dem Erregungsgrade, der zur fehlerlosen Ausführung einer fest erworbenen Gewohnheit nötig ist, näher zu kommen, habe ich folgende Versuche angestellt.

Nachdem die erste Versuchsreihe abgeschlossen war, liess ich die gleichen Ratten, ohne nur einen Tag auszusetzen, weiter zweimal täglich um die gleichen Tageszeiten, wie in der ersten Versuchsserie, bei gleichbleibenden Versuchsbedingungen im Labyrinthe laufen.

Bloss den Hungergrad liess ich dadurch variieren, dass das Futter den Ratten von nun an in verschiedener Tageszeit verabreicht wurde, und zwar so, dass die Tiere entweder 21—24 Stunden oder 4—4,5 oder schliesslich bloss 0,5 Stunden vor den Versuchen hungern mussten.

Tabelle 26.

Nummer d. Versuches	Die letzte Fütterung fand statt vor Stunden	Ratte A			Ratte B			Ratte C			Ratte D		
		Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler
83	0,5	308	1878	7	36	671	2	183	1703	7	30	339	0
84	4,5	8	339	0	13	339	0	6	339	0	6	339	0
85	24	11	339	0	6	339	0	?	?	?	7	339	0
86	0,5	24	523	1	96	829	2	41	805	2	10	339	0
87	0,5	120	1035	4	6	339	0	19	339	0	10	339	0
88	4	27	501	1	12	339	0	78	845	4	73	1059	4
89	24	9	339	0	27	517	2	6	339	0	7	339	0
90	0,5	166	1616	6	66	767	3	105	1125	6	24	477	1
91	21	8	339	0	6	339	0	10	339	0	9	339	0
92	0,5	188	1081	7	11	425	2	130	1228	8	138	1263	5
93	21	5	339	0	5	339	0	9	339	0	5	339	0
94	0,5	198	1351	5	141	1747	5	111	1465	7	35	593	2
95	0,5	117	1077	5	5	339	0	102	1431	6	16	339	0
96	4	63	819	3	5	339	0	83	1174	4	48	639	2
97	24	9	339	0	5	339	0	7	339	0	8	339	0
98	0,5	229	1831	7	6	339	0	138	2243	9	183	2504	11
99	20	5	339	0	5	339	0	6	339	0	6	339	0
100	4	16	339	0	4	339	0	8	339	0	9	339	0
101	ca. 24	5	339	0	5	339	0	5	339	0	6	339	0
102	ca. 24	6	339	0	4	339	0	6	339	0	5	339	0
103	ca. 24	6	339	0	5	339	0	7	339	0	7	434	1
104	0,5	94	797	2	75	1263	4	90	1277	5	9	339	0
105	0,5	125	1077	4	5	339	0	26	561	1	136	1841	6
106	nicht genau reguliert; die Ratten waren jedenfalls hungrig	8	339	0	8	339	0	37	1023	5	9	339	0
107	0,75	197	1239	5	66	1227	3	26	635	1	10	339	0
108	wie beim Versuche 106	7	339	0	5	339	0	12	523	1	6	339	0
109	3	270	2093	10	11	523	1	121	1875	8	8	339	0
110	wie beim Versuche 106	9	339	0	5	339	0	5	339	0	6	339	0
111	Versuche um die Zeit des Sonnenunterganges; die Tiere gesättigt; schwach erregt	52	819	2	55	1127	3	25	563	2	6	339	0
112	nicht genau reguliert; wahrscheinlich schwacher Hunger	11	501	1	6	339	0	13	523	1	9	339	0
113	wie beim Versuche 111	174	1723	8	69	833	4	83	1331	6	26	501	1
114	15,5	5	339	0	5	339	0	?	431	1	6	339	0
115	wie beim Versuche 111	38	593	2	5	339	0	18	523	1	16	523	1

Tabelle 26.

Ratte 1			Ratte 2			Ratte 3			Ratte 4			Durchschnitt		
Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler	Zeit Sek.	Weg cm	Fehler
13	339	0	9	339	0	15	339	0	6	339	0	75	743	2
5	339	0	36	1287	4	12	339	0	6	339	0	11	457	0,5
5	339	0	6	339	0	7	339	0	5	339	0	7	339	0
45	671	2	36	1211	4	10	339	0	167	2219	7	53	867	2,25
26	487	1	213	2335	6	10	339	0	14	523	1	52	717	1,5
119	1281	5	47	863	4	8	339	0	?	523	1	52	719	2,37
7	339	0	35	707	2	7	339	0	6	339	0	13	407	0,5
16	339	0	431	2247	9	39	487	1	32	893	3	110	1001	3,62
7	339	0	102	773	3	19	501	1	20	685	2	23	457	0,75
5	339	0	158	1761	7	14	339	0	12	339	0	82	847	3,5
5	339	0	12	339	0	6	339	0	6	339	0	7	339	0
9	339	0	11	339	0	214	2371	8	235	2717	10	119	1365	4,5
5	339	0	7	339	0	15	501	1	116	1759	6	48	765	2,25
5	339	0	13	339	0	7	339	0	9	339	0	29	541	1,12
6	339	0	8	339	0	6	339	0	8	339	0	7	339	0
26	563	2	284	2057	8	76	1227	3	35	671	4	122	1429	5,5
5	339	0	6	339	0	6	339	0	6	339	0	6	339	0
6	339	0	5	339	0	6	339	0	6	339	0	8	339	0
5	339	0	36	783	3	6	339	0	5	339	0	9	394	0,37
4	339	0	5	339	0	7	339	0	12	477	2	6	364	0,25
5	339	0	6	339	0	6	339	0	5	339	0	6	351	0,12
98	1237	3	21	501	1	55	967	3	6	339	0	56	840	2,25
13	339	0	327	2922	12	111	1523	6	98	1391	5	105	1249	4,25
?	339	0	7	339	0	8	339	0	8	339	0	11	424	0,62
19	339	0	7	339	0	5	339	0	27	685	2	45	643	1,37
7	339	0	8	339	0	8	339	0	10	339	0	8	362	0,12
7	339	0	12	501	1	184	2663	10	68	1115	3	85	1181	4,12
4	339	0	8	339	0	8	447	1	30	671	2	9	394	0,37
6	339	0	118	1795	6	98	1987	7	52	745	2	51	964	2,75
5	339	0	39	1133	3	15	523	1	14	635	1	14	541	0,87
25	635	1	46	967	3	110	2003	6	48	685	2	73	1085	3,87
6	339	0	10	501	1	8	339	0	12	523	1	7	394	0,37
45	833	3	80	1425	5	113	2301	8	52	931	2	46	933	2,50

Tabelle 27.

Nummer der Versuche	Bei diesen Versuchen fand die letzte Fütterung statt vor Stunden	Durchschnittszahlen		
		Zeit Sek.	Weg cm	Fehler
83, 86, 87, 90, 92, 94, 95, 98	0,5	83	967	3,14
84, 88, 96, 100	4	25	514	0.99
85, 89, 91, 93, 97, 99 . . .	22 (Durchschnittszahl von 20—24)	10	370	0,2

Dadurch habe ich gehofft, drei Grade von Hunger zu erreichen: volle Sättigung (die letzte Fütterung 0,5 Stunden vor dem Versuche); einen mittleren Grad von Hunger (die letzte Fütterung 4—4,5 Stunden vor dem Versuche) und schliesslich einen hohen Grad von Hunger (die letzte Fütterung 21 bis 24 Stunden vor dem Versuche).

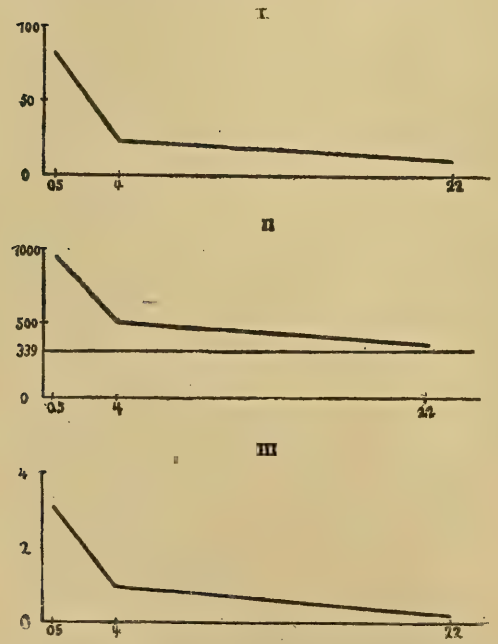


Fig. 55. I. Zeitkurve, II. Wegkurve, III. Fehlerkurve. (Auf der Ordinatenachse sind: in I die Zeit in Sekunden, in II der Weg in Zentimetern, in III die Fehlerzahl eingetragen. Auf der Abszissenachse sind in sämtlichen Kurven die Stunden eingetragen, in denen vor den diesbezüglichen Versuchen die letzte Fütterung stattgefunden hatte.)

Die Tabellen 26 und 27 (Versuche 82 bis 100) und die Kurven der Fig. 55 zeigen die Resultate.

Den Betrachtungen der Tabellen und der Kurven sei nur vorausgeschickt, dass selbstredend der Hungergrad bzw. das Nahrungsbedürfnis grossen individuellen Schwankungen unterworfen ist. Es müssten also trotz gleicher Diät grosse individuelle und persönliche Unterschiede beobachtet werden; dessenungeachtet zeigten die Durchschnittszahlen unzweideutige Resultate. Der Übersichtlichkeit wegen sind in der Tab. 27 die Versuche, vor

denen die letzte Fütterung vor gleicher Zeit (entweder 0,5 oder 4 oder 22 Stunden) stattfand, zusammengestellt.

Die Kurven der Fig. 55 sind auf Grund der Zahlen der Tab. 27 aufgezeichnet. (Siehe Tab. 26 auf S. 212 u. 213 und Tab. 27 auf S. 214.)

Die Versuchsergebnisse, die sich auf den Zustand der Sättigung (die letzte Fütterung 0,5 Stunden vor dem Versuche) und den des grossen Hungers (die letzte Fütterung 20—24, im Durchschnitt 22 Stunden vor dem Versuche) beziehen, sind ganz klar und bedürfen keiner weiteren Erklärung. Denn die Ratten sind in jenem Falle vollkommen desorientiert[1]); im Falle des Hungers führen sie die erworbene Labyrinthreaktion regelmässig fehlerlos aus.

Indessen bedürfen die Fälle, in denen die letzte Fütterung 4 Stunden vor dem Versuche stattfand, einer Auseinandersetzung.

Diese Fälle können so gedeutet werden, dass bei diesen Versuchen einige Ratten bereits hungrig, die anderen noch gesättigt waren; deshalb reagierten die ersteren positiv, die letzteren negativ. Wenn man nun die Durchschnittszahlen von den beiden Gruppen berechnet, so könnten diese Zahlen den Zustand des Mittels der Erregung vortäuschen.

In diesem Falle aber bestünde kein echter Zustand des Mittels der Erregung, sondern bloss alle beiden extremen Zustände der minimalen und optimalen[2]) Erregung. In der Tat habe ich bei den Versuchen, die 4 Stunden nach der letzten Fütterung stattfanden, sowohl Fälle beobachtet, in denen die Ratten das Labyrinth fehler-

---

1) In den ersten Versuchen während des Lernvorganges (die Versuche der ersten Serie) liefen die Ratten so ziemlich in alle falschen Labyrinthgänge hinein; mit der fortschreitenden Entstehung der Labyrinthgewohnheit machten die Ratten in der Regel bloss einen der beiden Fehler, und zwar entweder betraten sie den falschen Gang *aon* (Fig. 53 III) oder den Gang *5t*; alle anderen falschen Gänge zu vermeiden, haben sie bereits erlernt. In den oben erwähnten Versuchen, in denen die gesättigten Ratten vollkommen desorientiert waren, benahmen sich die Tiere nicht etwa wie im fortgeschrittenen Stadium des Lernens, sondern wie in den ersten Versuchstagen: sie betraten unregelmässig den oder jenen falschen Gang und nicht etwa bloss die Gänge *aon* bzw. *5t*.

2) Wenn ich in diesem Falle von der optimalen Erregung spreche, so will ich damit nicht etwa sagen, dass ausschliesslich der 22stündige Hunger (und nicht etwa schon 16- bzw. 30 stündiger) das Erregungsoptimum herbeiführe. Ich will bloss sagen, dass der Erregungszustand, der durch den 22stündigen Hunger herbeigeführt wird, bereits in den Grenzen der für die Ausführung der Labyrinthreaktion optimalen Erregung liege.

los auf dem kürzesten Wege (= 339 cm) zurücklegten, also sich so wie die hungrigen Tiere benahmen (= optimale Erregung), wie auch solche, in denen die Ratten das Labyrinth mit einem Fehler, das heisst nicht auf dem kürzesten Wege (der Weg länger als 339 cm) durchliefen, also sich so wie gesättigte Tiere benahmen (minimale Erregung).

Da ich sonst keine anderen Anhaltspunkte hatte, um mir darüber Klarheit zu verschaffen, ob in den Fällen, in denen ich eine mittelgrosse Erregung vermutete, es sich wirklich um eine solche handelte, oder ob hier nur eine Täuschung vorlag und die Durchschnittszahlen, die eine mittelgrosse Erregung vermuten liessen, bloss durch die Addition zweier extremer Fälle gewonnen waren, analysierte ich die Geschwindigkeit der Tiere bei den diesbezüglichen Versuchen.

Ich verfuhr dabei folgendermaassen:

Zunächst suchte ich alle Fälle auf, in denen eine Ratte bei den Versuchen, die 4 Stunden nach der letzten Fütterung stattfanden (das vermutete Erregungsmittel), das Labyrinth auf dem kürzesten Wege (= 339 cm) durchlief, also sich so wie eine hungrige Ratte benahm; für diese Fälle berechnete ich für jede Ratte die mittlere Geschwindigkeit, indem ich die Durchschnittszahl für den Weg durch die Durchschnittszahl für die Zeit dividierte.

In der gleichen Weise berechnete ich für jede Ratte die mittlere Geschwindigkeit, mit der die Ratte in den Versuchen, in denen die letzte Fütterung vor 22 Stunden stattfand (das Erregungsoptimum) das Labyrinth fehlerlos, also auf dem kürzesten Wege (339 cm) durchlaufen hatte.

Auf diese Weise konnte ich die Geschwindigkeit der Ratten bei den Versuchen, bei denen das Erregungsoptimum (die letzte Fütterung vor 22 Stunden) festgestellt worden war, mit der Geschwindigkeit der Ratten bei den Versuchen vergleichen, in denen trotz der fehlerlosen Reaktion bloss das Mittel der Erregung vermutet worden war.

Ausser der Berücksichtigung dieser Geschwindigkeiten habe ich auch die Geschwindigkeit für die Fälle berechnet, in denen die Ratten bei dem vermuteten Erregungsmedium (die letzte Fütterung vor 4 Stunden) das Labyrinth fehlerhaft, also nicht auf dem kürzesten Wege (länger als 339 cm) zurücklegten, sich also wie die gesättigten Tiere benahmen (Minimum der Erregung). Diese Geschwindigkeiten habe ich mit den Geschwindigkeiten in den Versuchen verglichen,

in denen der Zustand einer minimalen Erregung angenommen worden war. (Alle die Versuche, in denen die Ratte nach der letzten Fütterung vor 0,5 Stunden fehlerhaft reagierte.)

Tabelle 28.

Nummer des Tieres	I. Der Weg = 339 cm		II. Der Weg länger als 339 cm	
	Die letzte Fütterung vor Stunden		Die letzte Fütterung vor Stunden	
	4	22	0,5	4
A	28,2	43,7	7,7	14,6
B	39,0	62,7	12	—
C	43,4	44,6	12,3	12,5
D	45,2	48,4	12,7	14
1	63,5	58,1	17,7	10,7
2	37,6	42,3	8,5	25,9
3	58,9	52,9	13,3	—
4	48,4	54,6	14,6	?
Die Geschwindigkeit in 1 Sek. in Zentimetern	46,1	50,9	11,7	15,0

In den meisten Fällen und auch im Durchschnitt waren die Geschwindigkeiten der Ratten in dem vermuteten Zustande des Erregungsmittels einerseits grösser als die Geschwindigkeiten der gleichen Ratten im Zustande der minimalen Erregung und andererseits geringer als die Geschwindigkeiten der gleichen Ratten im Zustande der optimalen Erregung. Daher ist man möglicherweise berechtigt, neben einem Minimum und Optimum von einem Mittel der Erregung zu sprechen.

Wenn ich nun kurz die Ergebnisse dieser Versuche zusammenfasse, so komme ich zum Schlusse, dass der 24stündige Hunger einen weitaus grösseren Wert für die fehlerlose Ausführung der fest erlernten Handlung hat als der „4stündige“ Hunger; der letztere erweist sich wiederum wirksamer als die Sättigung (die letzte Fütterung 0,5 Stunden vor dem Versuche); und schliesslich erschwert die Sättigung die richtige Ausführung der Handlung ganz bedeutend bzw. macht sie die richtige Ausführung der Handlung überhaupt unmöglich. Die Versuchsergebnisse haben also gezeigt, dass die Einwirkung des gewohnten Komplexes der äusseren Reize nicht immer genügt, um die für die Ausführung einer erlernten Handlung nötige Erregung herbeizuführen. Es müssen obendrein innere Impulse, die durch bestimmte, auch früher beim Lernvorgang wirkende Faktoren bewirkt werden, sich geltend machen, um den für die richtige Aus-

führung der erlernten Handlung nötigen Erregungszustand zu erzeugen. Dieser Erregungszustand kann je nach Umständen variable Intensitätsgrade erreichen. Die Erregung schreitet hiermit von minimalen wahrscheinlich über mittelgrosse bis optimale Grade, so dass die erlernte Handlung je nach dem Erregungsgrad stets vollkommener ausgeführt wird [1]).

Um zum Schluss auf die Frage über die spezifische Erregung näher einzugehen, wollte ich die voll gesättigten Versuchsratten durch irgendeinen Faktor in Erregung versetzen und dieselben in diesem Zustand das Labyrinth durchlaufen lassen.

An dieser Stelle ist es unumgänglich nötig, zu betonen, dass bloss ein positives Resultat (das fehlerlose Durchlaufen des Labyrinthes) derartiger Versuche als Beweis für das Nichtvorhandensein einer spezifischen Erregung dienen könnte.

Das negative Ergebnis (das fehlerhafte Durchlaufen des Labyrinthes) könnte höchstens die mehr oder weniger wahrscheinliche Vermutung über das Vorhandensein einer spezifischen Erregung rechtfertigen. Denn wir können bisher die durch verschiedene Faktoren herbeigeführten Erregungen quantitativ nicht miteinander vergleichen.

Um nun die Ratten, die zunächst selbstverständlich ausgiebig gefüttert waren, in den Zustand einer Erregung zu versetzen, versuchte ich verschiedene Mittel, und zwar Alkohol per os, Einspritzen von Kokain bis 0,03, Einspritzen von Kampfer bis 0,2, Kolanüsse per os, erhöhte Temperatur, Einatmen von Äther (Erregungstadium der Narkose), Anlegen einer Ligatur am Schwanz und Bepinseln des Schwanzes mit Salzsäure (erregende Wirkung von „Schmerz").

Während dieser Versuche liess ich die Ratten mindestens einmal täglich und in der gewohnten Versuchszeit das Labyrinth durchlaufen, um eine etwaige Abschwächung der Labyrinthgewohnheit durch Nichtübung zu verhindern. (Vgl. Tab. 26, Versuche 100 bis 110, 112, 114.)

---

1) Es sei hier eine kleine Bemerkung gestattet. Die zur Ausführung einer Handlung nötige Erregung spiegelt sich bei dem Menschen in seinem Bewusstsein — insofern dies die Introspektion zeigt — als das Willensgefühl wider. Es entsteht die Frage, ob bei dem Menschen sich durch die quantitative Bestimmung dieser Erregung (zum Beispiel als Geschwindigkeit der Reflexe gemessen) nicht Schlüsse auf die Intensität des Willensgefühles würden ziehen lassen.

Alle angewandten Mittel haben sich als völlig unwirksam erwiesen: sie führten keinen merklichen Erregungszustand herbei; dabei schädigten sie nicht die Gesundheit der Ratten, insofern sich dies wenigstens durch die Beobachtung feststellen liess. (Die Ratten zeigten normales Verhalten und normale Fresslust.)

Einen mehr oder weniger ausgesprochenen Erregungszustand sah ich bloss bei den Versuchsratten, selbst wenn dieselben völlig gesättigt waren, ohne jegliche Anwendung äusserer bzw. innerer Mittel, in der Regel um die Zeit des Sonnenunterganges (die Versuche fanden in der zweiten Oktoberhälfte statt). Da ich vermutete, dass es sich hier um „die Hauptperiode der Aktivität“ [1]) handelte, in der die Tiere sich trotz Sättigung in dem durch innere Faktoren bewirkten Erregungszustand befinden, so suchte ich diesen Zustand für meine Versuche auszunützen.

Sobald ich also um diese Tageszeit eine gesteigerte Motilität bei den Versuchsratten beobachtet hatte, liess ich die Tiere, die vorher reichlich gefüttert waren, im Labyrinthe laufen.

Wie die Ergebnisse zeigen (vgl. Tab. 26, Versuche 111, 113, 115), liefen die Ratten bei diesen Versuchsbedingungen das Labyrinth mit vielen Fehlern durch.

Dieses negative Resultat würde also für die Unentbehrlichkeit einer spezifischen Erregung [2]), für die richtige Ausführung der Handlung bei diesen Versuchen sprechen. Bloss der Hunger könnte also die Ratten in diesen Versuchen zum fehlerlosen Durchlaufen des Labyrinthes veranlassen; die durch beliebige andere Faktoren bewirkte Erregung wäre also im Sinne der richtigen Ausführung der Handlung unwirksam.

Zusammenfassung.

Wenn ich nun die Ergebnisse der Versuche an weissen Ratten kurz zusammenfassen, so möchte ich zunächst hervorheben, dass aus der Bedeutungslosigkeit eines zwangsmässigen Vortrainings für die Abkürzung des darauffolgenden Lernvorganges folgt, dass eine neue Gewohnheit nicht ausschliesslich infolge der öftermaligen Wiederholung einer Handlung entsteht, sondern obendrein dazu eine

1) Vgl. hierzu Pflüger's Arch. Bd. 158 S. 350. Leider konnte ich nicht die Ratten im Aktograph untersuchen.

2) Die spezifische Erregung liegt wahrscheinlich allen sogenannten „Trieben“ zugrunde.

aktive, durch ein vitales Interesse bewirkte Anteilnahme des Tieres unentbehrlich ist.

Die Versuche, die die Bedeutung des Hungers für das richtige Durchlaufen des Labyrinthes zu bewerten bezweckten, zeigten, dass eine Einwirkung des gewohnten Komplexes der äusseren Reize bei den Ratten nicht genügt, um die für die Ausführung einer erlernten Handlung nötige Erregung herbeizuführen. Es müssen obendrein innere Impulse, die durch bestimmte, auch früher beim Lernvorgang wirkende Faktoren bewirkt werden, sich geltend machen, um den für die richtige Ausführung der erlernten Handlung nötigen Erregungszustand zu erzeugen.

Dieser Erregungszustand kann, je nach Umständen, variable Intensitätsgrade erreichen. Die Erregung schreitet hiermit von einem geringen (minimalem) wahrscheinlich über einen mittelgrossen bis stärksten (optimalen) Grad, so dass die erlernte Handlung je nach dem Erregungsgrad stets vollkommener ausgeführt werden kann.

Die weitere Untersuchung führte zur Frage, ob die Erregung, die für die richtige Ausführung einer fest erlernten Handlung nötig ist, spezifisch ist, oder ob jede hinreichende Erregung die richtige Ausführung dieser Handlung herbeiführen kann.

Die Ergebnisse der Versuche, die für die Entscheidung dieser Frage ausgeführt wurden, lassen die Unentbehrlichkeit einer spezifischen Erregung für die richtige Ausführung einer erlernten Handlung vermuten.

Indessen haben die letzteren Ergebnisse keinen definitiven Wert für die Entscheidung der Frage nach der spezifischen Erregung.

III. Allgemeine Betrachtungen über das Verhalten der Tiere.

1. Körperstellungen als Ausdruck innerer Zustände der Tiere.

Die Körperstellungen, die die Tiere einzunehmen pflegen, spiegeln in anschaulicher, leicht erkennbarer Weise den inneren Zustand des Organismus wider; denn wie die alltägliche Beobachtung zeigt, besteht ein Zusammenhang zwischen Körperhaltung und Innenstimmung etwa der Art, dass beide Erscheinungen parallel verlaufen und uns einen Einblick in das Innenleben des Organismus gewähren.

Es wäre a priori zu erwarten, dass bei relativ geringem Umfang der tierischen Interessensphäre auch die körperlichen Äusserungen

der inneren Regungen sich nicht allzu mannigfaltig gestalten würden. In der Tat ist die uns hier interessierende Form dieser Äusserungen, die Arten der Körperstellungen, nicht zahlreich. Ich glaube, dass, wenn wir die übliche Klassifikation der Körperstellungen, und zwar Ruhe-, Schlaf- und Bereitschaftsstellung, beibehalten, wir die Hauptformen ziemlich erschöpfen. Was ich hier beabsichtige, ist ein Versuch, diese verschiedenen Typen der Körperstellungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte aufzufassen.

Es scheint mir nämlich, dass sämtliche, scheinbar ganz heterogene Körperstellungen sich einheitlich auffassen liessen, wenn wir den Begriff der Aufmerksamkeit unseren Betrachtungen zu Grunde legen und all die Körperstellungen als Ausdruck für verschiedene Stufen der Aufmerksamkeitsspannung betrachten.

Der Begriff der Aufmerksamkeit bedarf hier einer Klärung. Wir haben uns gewöhnt, diesen Begriff mehr oder weniger rein psychologisch zu betrachten. Dies ist nicht ganz richtig. Denn wir begegnen einer, in ihren Äusserungen der Aufmerksamkeit gleichen Fähigkeit selbst bei den niederen Tieren, von deren psychischer Entwicklung wir kein annähernd richtiges Urteil fällen können. Die Aufmerksamkeit scheint demnach eine weit verbreitete Fähigkeit im Tierreiche darzustellen, und ich glaube, behaupten zu dürfen, dass sie ebenso tief wie die Fähigkeit des Gedächtnisses im Tierreiche herabreicht.

Wir müssen allerdings den Begriff der Aufmerksamkeit weiter fassen und eine biologische Definition dieser überaus wichtigen, ja für das Fortbestehen und Gedeihen des Organismus beinahe unentbehrlichen Fähigkeit zu geben versuchen.

Die Aufmerksamkeit, im weitesten Sinne des Wortes, wäre die Fähigkeit einer derartigen, kürzere oder längere Zeit andauernden Einstellung der rezeptorischen Sphäre, dass bloss ein bestimmter Reizkomplex ganz besonders intensiv rezipiert werden könnte.

Oder es lässt sich mit anderen Worten die Aufmerksamkeit kurz als die Fähigkeit des Beharrens im einseitig bestimmten, intensiven Rezipieren bezeichnen.

Durch diese Fähigkeit des Beharrens im einseitigen Rezipieren wird das darauffolgende Auslösen der motorischen Reaktion in einer bestimmten Richtung begünstigt.

Danach besteht die biologische Bedeutung der Aufmerksamkeit in der Vorbereitung zur prompten Ausführung der Handlung, was eben

durch eine einseitige Einengung der Rezeptionssphäre und durch das Unterdrücken der störenden bzw. voreiligen Bewegungen ereicht wird.

Der Mechanismus des Vorganges der Aufmerksamkeit stellt eine echte „zirkuläre Reaktion" (etwa im Sinne Balwin's) dar; denn die Reizeinwirkung ruft die entsprechende Einstellung des Organismus zwecks einer genaueren Rezeptionsmöglichkeit hervor. Diese letztere bewirkt aber die noch intensivere Reizrezeption, was wiederum die für die Reizrezeption günstige Körperstellung weiterhin aufrechterhält usw. Durch die Auffassung des Aufmerksamkeitsvorganges als einer Art der zirkulären Reaktion lässt sich das bezeichnendste Merkmal der Aufmerksamkeit, und zwar das kürzer oder länger währende Ausharren in einer einseitigen Einstellung der rezeptorischen Sphäre, wohl erklären.

Der zirkuläre Charakter des Mechanismus der Aufmerksamkeit bringt es schliesslich mit sich, dass geringe Abänderungen in Reizqualität bzw. Reizintensität die Spannung der Aufmerksamkeit fördern; hingegen setzt die lange Zeit währende Eintönigkeit des Reizes die Aufmerksamkeitsspannung herab.

Darin liegt die Ursache, warum die ihren Platz im Raum stets wechselnden Reizquellen zunächst befähigt sind, die Aufmerksamkeit der Tiere besonders zu fesseln.

Ja, es gibt Fälle, in denen ausschliesslich die Bewegung eines Objektes die Aufmerksamkeit gespannt zu erhalten vermag.

Diese Fälle lassen sich vielleicht als Beispiele der elementarsten Aufmerksamkeit auffassen (zum Beispiel wird wie bekannt, die Aufmerksamkeit eines Frosches bloss durch eine sich bewegende Beute angespornt).

Die Auffassung des Mechanismus der Aufmerksamkeit als einer zirkulären Reaktion hat ihre Berechtigung, insofern die Aufmerksamkeit durch einen, längere Zeit einwirkenden Reiz gespannt erhalten wird.

Wenn aber die Aufmerksamkeitsspannung durch einen plötzlich auftretenden und bloss ganz kurze Zeit einwirkenden Reiz bewirkt wird, so lässt sich der Mechanismus der Aufmerksamkeit in diesen Fällen auf die Nachwirkung des Reizes zurückführen.

Um nun auf die Körperstellungen zurückzukommen, lassen sich diese einheitlich als der äussere Ausdruck für die verschiedenen Grade der Aufmerksamkeitsspannung erachten.

Die in einem bestimmten Zeitabschnitte auftretende Aufmerksamkeitsspannung, die durch den Inhalt des derzeitigen Rezeptions-

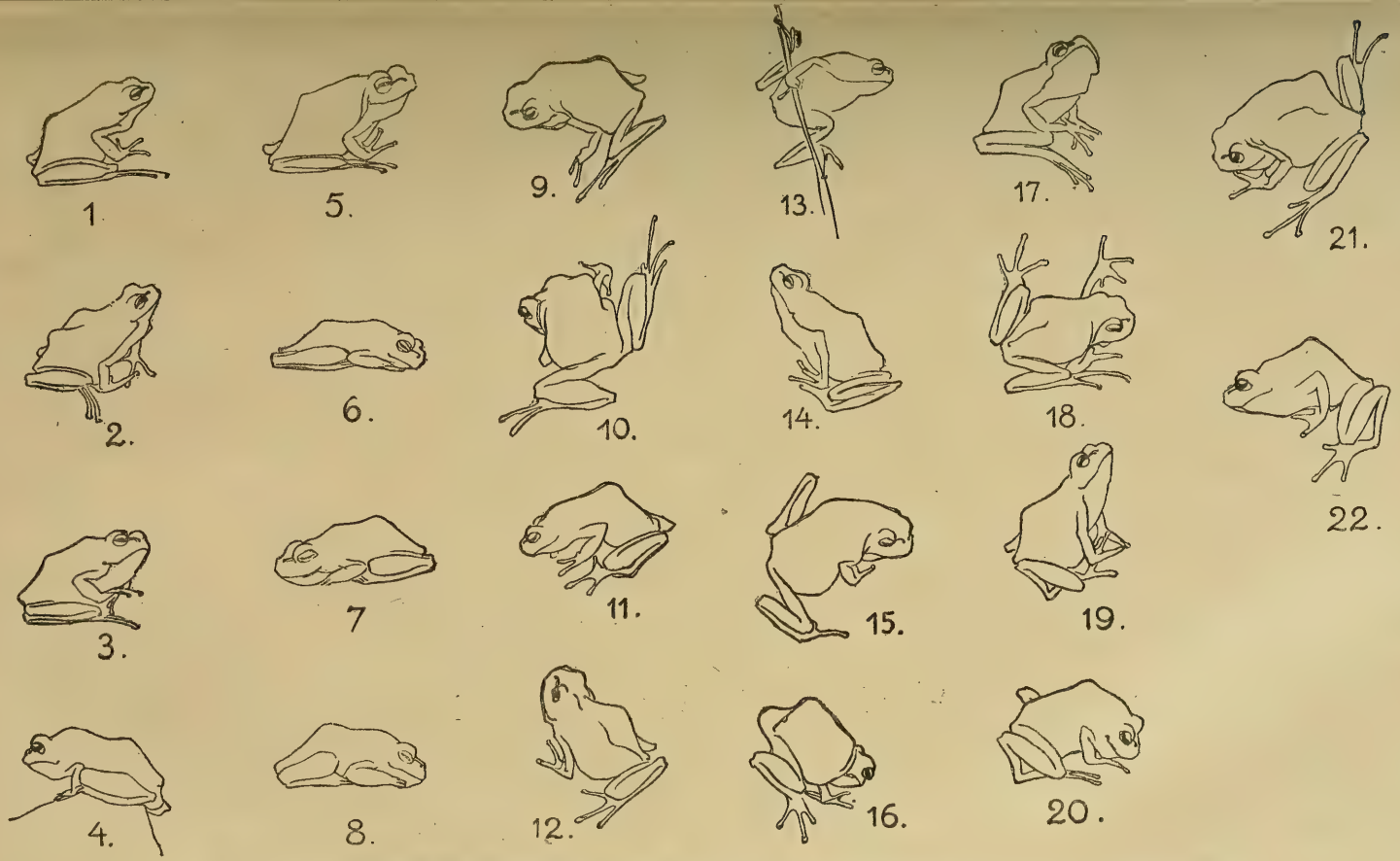


Fig. 56. Körperstellungen des Laubfrosches. Abb. 1 bis inkl. 5 Ruhestellung, Abb. 6, 7 und 8 Schlafstellung, Abb. 9 bis inkl. 22 Bereitschaftsstellung. (Nach der Natur von Fräulein H. Denk gezeichnet.)

feldes bei entsprechendem inneren Zustand des Organismus bewirkt wird, beeinflusst die allgemeine Erregbarkeit des Nervensystems und ruft Veränderungen in der effektorischen Sphäre hervor.

Alle diese Vorgänge und Veränderungen finden ihren objektiven Ausdruck in den Körperstellungen, die ein Tier einnimmt.

Wenn ich nun diese letztere etwas genauer analysieren möchte, so muss ich die Bemerkung vorausschicken, dass es verschiedene Ruhe-, Schlaf- und Bereitschaftsstellungen nicht nur bei den Individuen verschiedener Tierklassen, sondern auch bei gleichen Individuen in verschiedenen Zeitabschnitten gibt. Allerdings weist jede Art der Körperstellung einige für die gleiche Kategorie charakteristischen Züge auf, durch welche sie gleich erkannt werden kann (Fig. 56).

Wenn ich mich nun zunächst den Bereitschaftstellungen zuwende, so möchte ich unter diesem Kollektivnamen alle jene Stellungen zusammenfassen, welche ein sich zum Handeln anschickender Organismus einnimmt. Ich fasse demnach den Begriff der Bereitschaftsstellung etwas weiter wie Doflein, der die letztere folgendermaassen definiert: „Sehr viele Tiere nehmen bei drohender Gefahr bestimmte Stellungen ein. Wir können dieselben als Bereitschaftsstellungen bezeichnen; denn je nach den betreffenden Tierarten stellen sie eine Vorbereitung zur Flucht oder zur Verteidigung dar“ [1]).

Da aber die tierischen Handlungen meistens eben in Flucht, Verteidigung bzw. Angriff bestehen, so weichen beide Definitionen nicht weit voneinander ab [2]).

Daraus ergibt sich die weitere Unterteilung der Bereitschaftsstellungen in einzelne Kategorien.

Es lassen sich nämlich drei Gruppen trennen, und zwar Offensivbereitschaftsstellung, Defensivbereitschaftsstellung und Fluchtbereitschaftsstellung. Die beiden ersten Gruppen zeigen viel Gemeinsames, und meistens kommt es auf die Tierarten an, ob eine Bereitschaftsstellung als Offensive oder Defensive zu betrachten ist.

Die Bereitschaftsstellung der Raubtiere ist meistens offensiv, die der Pflanzenfresser defensiv. Für die letzteren, und namentlich

---

1) F. Doflein, Das Tier als Glied des Naturganzen S. 371. 1914.

2) In der jüngst erschienenen Arbeit von Doflein lese ich den folgenden, die obige Vermutung bekräftigenden Satz: „Wie er (Ameisenlöwe) sich dann in Bereitschaftsstellung befindet, so ist sein Nervensystem zu sehr prompten Reflexreaktionen vollkommen bereit.“ (Doflein, Der Ameisenlöwe S. 33. 1916.)

für die guten Läufer bzw. Flieger, ist allerdings die Fluchtbereitschaftsstellung am häufigsten zu beobachten.

Um nun bloss ein Beispiel anzuführen, das beinahe in schematischer Form geeignet wäre, einen Unterschied zwischen den Bereitschaftsstellungen eines Fleisch- (bzw. Blutsaugers) und Pflanzenfressers zu zeigen, möchte ich auf die Bereitschaftsstellung der Fliegen hinweisen.

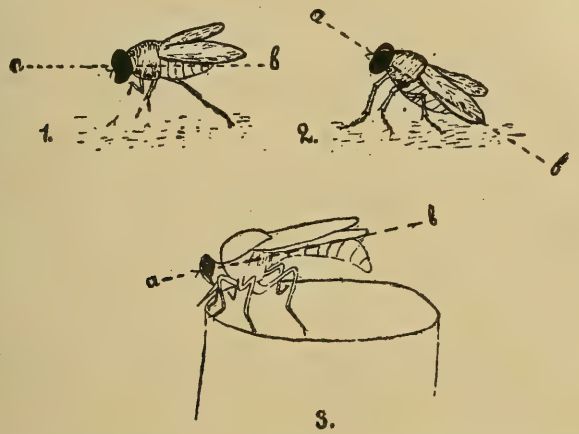


Fig. 57. Bereitschaftsstellungen der Fliege. Abb. 1: Ruhestellung; Abb. 2: Bereitschaftsstellung (Hausfliege, Sarcophaga Sp., Lucilla); Abb. 3: Raubfliege (Asilide: Labria Gibbossa *L.*) auf einem Pfahl auf Beute lauernd. *ab* bedeutet in sämtlichen Abbildungen die Körperlängsachse. Abb. 1 und 2: Orginal; Abb. 3: Nach Doflein (Das Tier als Glied des Naturganzen Fig. 194. 1914, vereinfacht und durch das Eintragen der Körperlängsachse vervollständigt).

Die angriffslustigen räuberischen Asilidae liegen auf der Lauer mit nach vorn, d. h. in der Richtung nach der zu erwartenden Beute geneigten Körperlängsachse, bereit, sich auf das unten vorübergehende Beutetier, also nach abwärts, zu stürzen.

Die nicht räuberischen Fliegen (Hausfliege, Sarcophaga Sp., Lucilla Sp.) verhalten sich anders.

Wenn sie zum Beispiel durch eine leise Handbewegung in ihrer Ruhe gestört werden, richten sie sich durch eine plötzliche ruckweise Bewegung auf, so dass die Körperlängsachse einen nach vorn offenen, spitzen Winkel mit der Unterlage bildet. Diese Fluchtbereitschaftsstellung begünstigt aber das bei einer weiteren Reizung auftretende Abfliegen nach aufwärts in hohem Grade (Fig. 57).

Der Umfang des Begriffes der Offensivbereitschaftsstellungen ist ziemlich weit; ich zähle hierher die folgenden Stellungen:

1. „auf der Lauer liegen“ der Räubertiere [zum Beispiel Raubfliege, Gottesanbeterin, Laubfrosch, Ziesel [1])];
2. „zur Verfolgung fertig“ der jagenden Räuber (Hund, Goldadler, Schakal);
3. Balzstellung (Springspinnen, die Spinne Galeodes orientalis, Argusfasan, Glanzhuber, Grosstrappe, Waldschnepfen, Kaukasushirsch);
4. Stellung, die die auf Futter wartenden Nestlinge einnehmen (= Schnabel-Aufsperren) (Grünhänflinge, Pirole, Schwarzamsel, Singdrossel).

Unter dem allgemeinen Begriff der Defensivbereitschaftsstellung fasse ich zusammen:

1. Trotz- bzw. Schreckstellung („Pseudoverteidigungsstellung“, „Stellung, als ob der Angriff folgen sollte“) (Afterraupe Arge ustulata, Buchenspinnerlarve, Raupe von Harpya vinulae, Raupe von Notodonta Sp., Imago von Abendpfauenauge, Imago von Arctia caja, Rohrdommel);
2. echte Verteidigungs- bzw. Abwehrstellung (die Ameise Oecophylla smaragdina, Skorpion, Varanus, die Schlange Naja haje, Hüttenuhu, Feldmaus, Hausratte, Feldhase, Hamster);
3. Sich-Ducken der jungen Vögel und Säugetiere (Auerhuhn, Bekassine, Kiebitz, Scherenschnabel, Kitzbock, Rothirschkalb);
4. Sich-tot-stellen (viele Insekten, Unke [2]), Gabelweihe, Opossum).

Schliesslich möchte ich als Beispiele der Fluchtbereitschaftsstellung anführen: Nicht räuberische Fliegen, Singdrossel, Gemse, Giraffengazelle, Zebra. Alle Formen der Bereitschaftsstellung unterscheiden sich in den Einzelheiten, selbst bei den Individuen der gleichen Art, nicht unerheblich voneinander, wie dies zum Beispiel ein Blick auf die Abb. 9 bis inkl. 22 der Fig. 56 lehren kann.

---

1) Vgl. den Anhang, in dem ich eine Liste der Tiere, von deren verschiedenen Stellungen uns gute Abbildungen, meist Momentaufnahmen, vorliegen, und ein Verzeichnis der Werke, in denen diese Abbildungen zu finden sind, zusammengestellt habe. Die oben zitierten und die noch anzuführenden Beispiele (mit Ausnahme vom Hund) beziehen sich auf diese Listen, so dass für jedes im Text erwähnte Tier in einem der aufgezählten Werke eine Abbildung der entsprechenden Stellung gegeben ist.

2) Die Abbildung der auf dem Rücken in Bereitschaftsstellung liegenden Unke befindet sich in der neuesten Auflage von Brehm's Tierleben.

Es scheint dabei eine Abhängigkeit zwischen der Stellung der Tierart im zoologischen System und der mehr oder weniger ausgesprochenen Gleichartigkeit der Körperstellungen zu bestehen, und zwar kann als allgemeine Regel gelten, dass, je tiefer ein Tier im zoologischen System steht, desto gleichförmiger die Bereitschaftsstellung ist, die die verschiedenen Individuen gleicher Art einzunehmen pflegen.

Als Beispiele möchte ich einerseits die Stellungen der Laubfrösche, die sich anschicken, eine Fliege zu erhaschen (vgl. auch Fig. 56), andererseits die „Schreckstellung" der Raupen, zum Beispiel der Afterraupen von Arge ustulata, von deren Bereitschaftsstellung ich in einer früheren Arbeit [1]) eine Momentaufnahme gegeben habe, anführen.

Was die scheinbar heterogenen Körperstellungen bei den höheren Tieren trotz ihrer äusseren Verschiedenheiten zur einheitlichen Kategorie der Bereitschaftsstellungen zusammenzufassen gestattet, ist der hohe Grad der Aufmerksamkeitsspannung, die ihnen allen einen gemeinsamen Zug verleiht.

Diese plötzlich auftretende und kürzer oder länger währende Aufmerksamkeitsspannung hängt mit einer ganzen Reihe von Veränderungen zusammen, die den Verlauf der inneren Vorgänge im Organismus aufweisen. Alle diese Veränderungen werden durch einen plötzlich auf die Rezeptionssphäre des Tieres einzuwirken beginnenden Reizkomplex, der für dasselbe von hohem, vitalen Interesse ist, ausgelöst.

Die bisher mehr oder weniger leere rezeptorische Sphäre wird plötzlich erfüllt und durch einen bestimmten Reizkomplex beherrscht; deren Aufnahmefähigkeit wird einseitig stark gesteigert; deren Aufnahmepforten (diesbezügliche Sinnesorgane) werden der Reizeinwirkung besonders zugänglich gemacht.

Die Reizung der Sinnesorgane pflanzt sich auf dem Wege des Reflexbogens auf die effektorische Sphäre fort: das Tier nimmt eine Stellung ein, die gleichzeitig eine weitere Rezeption des Reizes und die noch auszuführende motorische Reaktion begünstigt; dies findet seinen physiologisch-anatomischen Ausdruck im grossen und ganzen darin, dass die Innervation der Strecker über die der Beuger prävaliert.

Dazu kommt schliesslich die bedeutende Erhöhung der Erreg-

1) Zur Analyse der sozialen Instinkte. Biol. Zentralbl. Bd. 33 Fig. 3.

barkeit[1]) des Nervensystems, was zur Folge hat, dass jetzt die blosse Fortdauer der Reizwirkung bzw. geringe Steigerung der Reizintensität die Auslösung der motorischen Reaktion nach sich zieht.

Das Zusammenwirken und das gleichzeitige Auftreten aller dieser Vorgänge macht die Einheitlichkeit der scheinbar heterogenen Körperstellung aus und erlaubt uns, dieselbe unter der gemeinsamen Kategorie der Bereitschaftsstellungen zusammenzufassen.

Wie soeben erwähnt, bewirkt die erhöhte Erregbarkeit des Nervensystems das auf die Bereitschaftsstellung folgende Auftreten der motorischen Reaktion. Dies gilt für die meisten Fälle, indessen nicht für alle. Denn wir kennen Fälle, in denen auf die Bereitschaftsstellung keine motorische Reaktion folgt, und eine etwaige Zunahme der Reizintensität bewirkt ein noch beharrlicheres Ausharren in der einmal eingenommenen Bereitschaftsstellung (die Fälle der Trotz-Stellung, des Sich-Duckens und des Sich-tot-Stellens). In diesen Fällen müssen wir annehmen, dass die Erregbarkeitssteigerung sich hauptsächlich auf die Hemmungszentren beschränkt.

Die gleichen Eigenschaften besitzt weiter das Nervensystem jener Tiere, die entweder eine festsitzende Lebensweise führen (Polypen, Seerosen, viele Seewürmer usw.), oder die mit einem schützenden Panzer versehen sind (viele Schnecken, Einsiedlerkrebse, Igel, Gürteltiere usw.). Bei diesen Tieren ist es öfters unmöglich, die Bereitschafts- von der Schlafstellung auseinanderzuhalten [zum Beispiel Weinbergschnecke][2]). Die Gegensätze berühren sich hier eng und verwischen völlig die Grenze. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Tiere bleibt allerdings diese Grenze scharf ausgesprochen und leicht erkennbar.

Wenn ich nun die Stellungen, die einen Gegensatz zur Bereitschaftsstellung darstellen, allgemein charakterisieren soll, so möchte ich als das sich uns objektiv darbietende Merkmal, wodurch sich

---

1) Den Begriff der Erregbarkeit fasse ich etwa im Sinne der Verworn-schen Schule auf als „die Fähigkeit einer lebendigen Substanz, auf Reize mit einer Beschleunigung ihrer Lebensvorgänge zu reagieren". (Vgl. Fröhlich, Physiologie des Nervensystems im Handb. d. Naturw. Bd. 7.)

2) Vgl. auch hierzu die folgende Stelle in Doflein, l. c.: „Die meisten Huftiere schlafen im Liegen, wenn auch viele von ihnen, wie zum Beispiel Pferde und Antilopen, im Stehen zu schlafen vermögen. Sie tun dies vor allem in offener Steppe, wenn Gefahren drohen, indem sie sozusagen in Bereitschaftsstellung schlafen" (S. 894).

alle Schlafstellungen auszeichnen, die negative Einstellung der Aufmerksamkeit gegen die Einwirkung der Reize erachten.

Das Zustandekommen der Schlafstellung lässt sich etwa folgendermaassen darstellen:

Der innere Zustand des Organismus (Ermüdung) bewirkt die Herabsetzung der Erregbarkeit des Nervensystems, was ein tiefes Sinken der Aufnahmefähigkeit der rezeptorischen Sphäre zur Folge hat. Dies löst auf reflektorischem Wege einerseits die Reaktion der Schutzvorrichtungen für die Rezeptionsorgane aus, um das Rezeptionsfeld leer zu halten, andererseits eine derartige Reaktion der Effektoren, dass die Oberfläche des nunmehr wärmebedürftigen Organismus auf die geringste Dimension reduziert wird [Sich-Zusammenkauern, d. h. Kugelformeinnehmen, der Säugetiere, Vögel; vgl. auch Fig. 56 Abb. 6, 7, 8][1]).

Diese letztere Reaktion lässt sich in der anatomisch-physiologischen Redeweise derart ausdrücken, dass die Innervation der Beuger über die der Strecker prävaliert. Insbesondere verdient der Schutz Beachtung, den die Tiere in der Schlafstellung ihren Sinnesorganen angedeihen lassen. Hierbei ist zu bemerken, dass, insofern sich dies auf Grund der bisherigen Beobachtungen feststellen lässt, das Tier insbesondere jenes Sinnesorgan schützt, das für dasselbe im Wachleben die bedeutendste vitale Rolle spielt. Demnach würde das Augetier zunächst die Augen, das osmatische Tier die Nase dem Zugang äusserer Reize durch sorgfältigen Schutz entziehen. Den Beweis dafür, dass dem so ist, können die Schlafstellungen der Vögel [zum Beispiel Sturmmöwe, Storch, Flamingo][2]) und vieler Säugetiere [zum Beispiel Siebenschläfer, Haselmaus, Hufeisennase, Iltis, Graufuchs, Potto][2]) dienen. Als weiteres Beispiel für dieselbe Regel können die Schlafstellungen vieler Schmetterlinge angeführt werden. Die Schlafstellungen vieler Vertreter dieser Tierfamilie werden nämlich dadurch gekennzeichnet, dass sie die Antennen, durch Zurücklegen auf die Körperseite vor der Einwirkung der

1) Vgl. hierzu auch Doflein, l. c. S. 894 ff. In bezug auf die Schlafstellung der Laubfrösche ist folgende Stelle von Wichtigkeit: „Amphibien und Reptilien, welche durch Schutzfärbungen ausgezeichnet sind, also z. B. Laubfrösche usw., schlafen, dicht an die Unterlage angeschmiegt, oft mit abgespreizten Extremitäten und nützen in dieser Weise ihre Schutzfärbung in vollkommener Weise aus“ (S. 894).

2) Vgl. den Anhang.

äusseren Reize tunlichst schützen [Pappelschwärmer, Totenkopfschwärmer, Achateule, Ligusterschwärmer, eine Uranide, grosser Gabelschwanz[1]), Boarmia consortaria (nach meiner Beobachtung)].

Dieser Schutz der Antennen hat sich in einem Falle, den es mir zu beobachten gelungen ist, bis zur Ausbildung eines besonders wirksamen Verschlusses, sozusagen zur Bildung eines „Antennenlides", entwickelt. Bei Scoliopteryx libatrix hat sich nämlich eine Art von Scheide gebildet, um dem Geruchsorgan, der Antenne, während des Schlafes Schutz zu gewähren.

In der Wach- bzw. Ruhestellung hält dieser Nachtschmetterling die Antennen hoch aufgerichtet. (Fig. 58 Abb. 1.)

Fig. 58. Antennenverschluss („Antennenlid") von Scoliopteryx libatrix. Abb. 1: Lage der Antennen während der Wach- bzw. Ruheperiode; Abb. 2: Lage der Antennen während der Schlafperiode. (Der Flügel ist etwas gehoben dargestellt, um die Lage der Antennen hinter dem Beingelenk zu zeigen; in der normalen Stellung decken die Flügel die hinteren zwei Drittel der Antennen zu.)

Anders verhält sich das Tier in der Schlafstellung, die es bei Tage einnimmt, nachdem es sich auf der Baumrinde niedergelassen hat. Die Antennen werden nach hinten und unten zurückgezogen; sie legen sich in präformierte Kanäle, die beiderseits durch die Rumpfseite und die hochragenden Tibien der Mittelbeine gebildet werden; als Bedachung der Kanäle dienen die Flügel, die die hinteren zwei Drittel der Antennen zudecken. (Fig. 58 Abb. 2.)

In diesem Zusammenhang möchte ich schliesslich noch die Schlafstellung der Küchenschaben erwähnen. Diese Stellung wird dadurch gekennzeichnet, dass die Kopflängsachse parallel der Rumpflängsachse und unten zu liegen kommt. (Fig. 59 Abb. 1.) Zur Aufnahme des Kopfabschnittes dient die Aushöhlung im Unterteil der Vorderbrust; in dieser Aushöhlung liegt der Kopf mit ber Vorderfläche nach unten, so dass er vor der Einwirkung der Aussenreize geschützt wird. In der Ruhestellung bzw. beim Gehen steht die Kopflängsachse senkrecht zur Körperlängsachse. (Fig. 59 Abb. 2.)

Bei diesen allgemeinen Betrachtungen über die Schlafstellungen möchte ich das Eingehen auf Einzelfälle vermeiden. Indessen darf

1) Vgl. den Anhang.

ich nicht einen besonderen Fall wegen seiner Eigentümlichkeiten unerwähnt lassen; und dies sind die Schlafstellungen mancher Insektenfamilien und insbesondere der Hymenopteren[1]). Dieselben sind noch nicht in allen Einzelheiten klargelegt; jedoch das, was wir darüber wissen, bietet recht viel Interessantes und Merkwürdiges.

Bei der typischen Schlafstellung der Hymenopteren pflegen sich die Tiere an Zweigen u. dgl. vermittels der Mandibeln festzuhalten, wobei der Körper entweder in der Luft ausgestreckt werden oder auf einer Unterlage ruhen kann. Dabei befinden sich die Tiere nach Fiebrig in einer Art von Erstarrung. Der letztgenannte Forscher

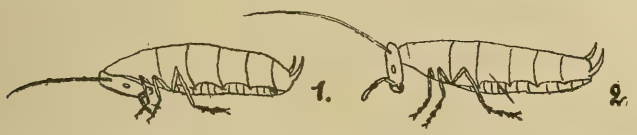


Fig. 59. Körperstellungen der Küchenschaben. Abb. 1: Schlafstellung; Abb. 2: Wachstellung.

versuchte die verschiedenen Formen der Stellungen, in denen schlafende Insekten beobachtet wurden, etwa folgendermaassen einzuteilen:

1. Vollstarre: Festgebissen; Beine (und Flügel) meist am Körper gestreckt; nur mit den Mandibeln den Stützpunkt berührend.
2. Mandibularstarre: Festgebissen, Beine ruhend auf dem Stützobjekt, Körper meist gesreckt.
3. Keine Mandibularstarre: Regungslose, von der normalen Ruhestellung unwesentlich oder anscheinend gar nicht abweichende Stellung (l. c. S. 355—364).

Wie dies also Fiebrig u. a. zu zeigen vermochten, unterscheidet sich bei vielen Insekten die Schlaf- von der Ruhestellung gar nicht. Oben waren wir imstande, die Fälle anzuführen, in denen auch die Bereitschaftsstellung von der Ruhestellung kaum zu unterscheiden sei. Die Ruhestellung ist also ein Mittelding zwischen beiden anderen Formen der Körperhaltung. Zu deren Betrachtung gehe ich jetzt über[2]).

---

1) Vgl. hierzu insbesondere Fiebrig, Schlafende Insekten. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissensch. Bd. 48. 1912; dann Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten S. 6. 1913.

2) Zur Kategorie der Ruhestellungen bzw. Schlafstellungen gehört wohl die Ermüdungsstellung der Goldfische, die ich vor kurzem beobachtete (s. o. die Abhandlung „Über den Werdegang der rezeptorisch-motorischen Gewohnheiten"). Sehr schöne Schlafstellungen der Fische hat bereits F. Werner beobachtet (vgl. F. Werner, Über die Schlafstellungen der Fische. Biol. Zentralbl. Bd. 31 S. 41. 1911).

Für die Ruhestellung ist in erster Linie die indifferente Einstellung der Aufmerksamkeit gegen wirkende Reize charakteristisch. Die Erregbarkeit des Nervensystems bleibt mittelmässig, das Rezeptionsfeld ziemlich leer, die Aufnahmefähigkeit der Rezeptionssphäre weder gesteigert noch übermässig gesunken. Demgemäss lassen sich auch in der effektorischen Sphäre keine Erregungserscheinungen beobachten; kein merkliches Prävalieren in der Innervation von dieser oder jener Muskelgruppe (Beuger und Strecker) lässt sich wahrnehmen (vgl. Fig. 56 Abb. 1 bis inkl. 5, weitere Beispiele siehe den Anhang, die Rubrik „Ruhestellung").

Die Ruhestellung kann bei Einwirkung eines Reizes von bestimmter Qualität bzw. Modalität und von genügender Intensität direkt in die Aktivität übergehen. (Putzreflexe, Nahrungsaufnahme usw.)

Wenn aber der Reiz von der Intensität, die für die unmittelbare Auslösung der motorischen Reaktion zu gering wäre, eingewirkt hat, kann auf die Ruhestellung die Bereitschaftsstellung folgen.

Es scheint weiter die Behauptung gerechtfertigt zu sein — insofern sich dies durch einfache Beobachtung feststellen lässt —, dass das Tier in der Ruhestellung auf den gleichen Reiz mit der Annahme der Bereitschaftsstellung — im Zustande der Bereitschaftsstellung — mit Ausführen der Handlung reagiert.

Wenn wir zum Beispiel an einer ruhenden Fliege (Hausfliege, Lucilla, Sarcophaga usw.) leise die Hand vorbeifahren lassen, nimmt das Tier die Bereitschaftsstellung ein. Wenn wir nun die Handbewegung wiederholen, fliegt die Fliege fort.

Diese kurze Betrachtung der Körperstellungen, die ich unter Zugrundelegung des Aufmerksamkeitsbegriffes unternommen habe, gestatten uns die einheitliche Auffassung dieser Erscheinungen. Ich möchte die gewonnenen Resultate in der nachfolgenden Tabelle zusammenfassen:

Tabelle 29.

Körperstellung	Aufmerksamkeitssphäre	Allgemeiner Zustand des Nervensystems	Rezeptorische Sphäre	Effektorische Sphäre
Schlafstellung.	Negative Einstellung gegen wirkende Reize.	Herabgesetzte Erregbarkeit.	Das Rezeptionsfeld leer; die Aufnahmefähigkeit tief herabgesetzt; die Rezeptionsorgane vor der Reizeinwirkung tunlichst geschützt.	Die Innervation der Beuger prävaliert über die der Strecker

Tabelle 29 (Fortsetzung).

Körperstellung	Aufmerksamkeitssphäre	Allgemeiner Zustand des Nervensystems	Rezeptorische Sphäre	Effektorische Sphäre
Ruhestellung.	Indifferente Einstellung gegen wirkende Reize.	Mittelmässige Erregbarkeit.	Das Rezeptionsfeld leer; mittelmässige Aufnahmefähigkeit; die indifferente Einstellung der Rezeptionsorgane.	Kein merkliches Prävalieren in der Innervation dieser oder jener Muskelgruppe (Beuger und Strecker).
Bereitschaftsstellung.	Positive Einstellung gegen wirkende Reize.	Erhöhte Erregbarkeit.	Das Rezeptionsfeld durch einen bestimmten Reizkomplex beherrscht; die Aufnahmefähigkeit einseitig stark gesteigert; die Rezeptionsorgane zur tunlichst scharfen Reizrezeption eingestellt.	Die Innervation der Strecker prävaliert über die der Beuger.

Diese Resultate sind das Produkt der reinen Beobachtung. Ein experimentelles Nachprüfen derselben wurde bisher nicht durchgeführt. Mit dem Gedanken eben, den Grund für ein experimentelles Eingreifen in diese Frage durch die präzise Formulierung der Probleme zu ebnen und vorzubereiten, habe ich diese kurze Arbeit verfasst. Denn, wie ich glaube, können die verschiedenen Arten von Körperstellungen als brauchbarer objektiver Indikator für die experimentellen vergleichenden Untersuchungen über die Aufmerksamkeit dienen.

Anhang.

Ich gebe hier eine Liste der Tiere, von deren verschiedenen Stellungen (siehe Überschrift der einzelnen Rubriken) uns gute Abbildungen, meist Momentaufnahmen, vorliegen. Auf diese Liste der Tiere folgt das Verzeichnis der Werke, in welcher diese Abbildungen zu finden sind. In der Liste der Tiere folgt auf jeden Tiernamen eine römische Zahl, die sich auf das Werk im Verzeichnisse bezieht. Die eventuell darauffolgende zweite römische Zahl bedeutet den Band; die arabische Zahl zeigt die Seitenzahl an.

Zum Beispiel die in der Rubrik „Bereitschaftsstellungen“ sich befindenden Worte und Zahlen: „Grosse Rohrdommel VII, VI 263“ bedeuten, dass sich eine Abbildung von der Bereitschaftsstellung dieses Vogels im Werke von Meerwarth und Soffel, Lebensbilder aus der Tierwelt (siehe Literaturverzeichnis), im sechsten Bande auf der Seite 263 befindet.

Tabelle 30.

Liste der Tiere.

Ruhestellung	Bereitschaftsstellung	Schlafstellung
Gliedertiere.	**Weichtiere.**	**Gliedertiere.**
Parthenope investigatoris X, 92.	Krake XXVI, I, 164.	Achateule VIII, 75.
Actea flosculata X, 93.		Ligusterschwärmer VIII, 59.
Galacantha investigatoris X, 258.	**Gliedertiere.**	Totenschwärmer VIII, 100.
Polycheles miersii X, 272.	Ital. Süsswasserkrabbe I, 373.	Pappelschwärmer VIII, 94.
Ein Krebs XI.	Winterkrabben XXVI, II, 102.	Lycaena XX, 138 und 133.
Admiral XXVII, VII, T. 5.	Plastocrangon coeca X, 262.	Scoliopteryx libatrix s. Text oben.
Lindenschwärmer XXVII, VII, T. 7.	Gottesanbeterin I, 394 und XXVI, I, 30.	Blattähnliche Lepidoptere II, 7.
Nonne XXVII, VII, T. 9.	Raubfliege I, 194.	Dipteren II.
Anopheles I, 196.	Eine Fliege s. Text oben.	Ichneumonide II.
Schlafkrankheitsfliege I, 196.	Arge ustulata XII.	Lepidopterenlarve II.
Uraniide II, 355.	Oecophylla smaragdina (eine Ameise) I, 395 und IX, 484.	Melissophila Fiebrigi II.
Blattschmetterling III, I, 186 und XIX.	Arctia caja XIII, 217.	Prodiscoelis Fiebrigi II.
Spinne aus der Familie Thomisidae IV, 64.	Buchenspinner XIV, 132	Odyneros Sp. II.
Schlammfliege XXVII, VII, T. 16 b.	Harpyja vinulae V, IX, 430 und XXV, 112.	Pachodynerus II.
Blaue Libelle XXVII, VII, T. 17.	Podalirius XV.	Tetrapedia diabolica II.
Köcherfliege XXVII, VII, T. 18.	Abendpfauenauge I, 375.	Discoelius hilarianus II.
	Notodonta zigzac XXV, 112.	Thynuide II.
Amphibien.	Galeodes orientalis (eine Spinne) I, 504.	Dianthidium II.
Laubfrosch s. unten im Text.	Springspinne I, 510, 511.	Discoelius auritulus II.
	Skorpion V, IX, 680.	Uraniide II.
Reptilien.	Ameisenlöwe (Larve) XXIX, 37.	Spinnende Locustide II.
Schlangenhalsschildkröte V, VII, 617.	Chaerocampa elpenor (Larve) XXIV, 148.	Phasmide II.
Ringelnatter VI, 37 und XVII, 65.	Staphylinus XXVI, III, 175.	Clavisia Sp. II.
Glatte Natter VI, 153.		Myrmeleonide II.
	Fische.	Rhipiphoride II.
Vögel.	Angler (Seeteufel) XXVI, II, 289.	Spilothymmus Sp. II.
Mäusebussard V, III, 303.		Ammophila Sp. II.
Baumfalke VII, VI, 111.	**Amphibien.**	Bienenarten II.
Fischreiher VII, V, 573, 574.	Feuersalamander V, VII, 745 und XVII, 62.	Megachile Sp. II.
Gänsegeier VII, V, 368.	Laubfrosch s. Text oben.	Centris Sp. II.
Hüttenuhu VII, VI, 371.	Unke XXVI, II, 384.	Colletes S. II.
Silbermöwen VIII, 103.		Angochlora Sp. II.
Papageitaucher VII, V, 602.	**Reptilien.**	Bombylidae II.
Tordalke VII, V, 602.	Meerechse I, 35.	Polistes Sp. II.
Pelikan VII, VI, 207.	Varanus XVI.	Cerambycidae II.
Segler VII, VI, 123.	Uräusschlange V, 367.	Pieris napi XXVII, VII, T. 4.
Kormoran VII, V, 181.	Streifennatter V, 301.	Asilide II.
Rauchschwalbe VII, V, 249, 252.	Cobra XXVI, II, 332.	Coelioxys Sp. II.
Uferschwalbe VII, VI, 134.	Naja haje XVIII.	Rhynchote II.
Flamingo VII, IV, 471.	Kragenechse XXVI, II, 373.	Anthidium II.
	Bartechse XXVI, III, 128.	Tetralonia barbata II.
		Gabelschwanz VIII, 59.
		Küchenschabe, s. Text oben.
		Fische.
		Lepidosieren paradoxus *Fitz* (im Sommerschlaf) I, 780.

Tabelle 29 (Fortsetzung der Liste der Tiere).

Ruhestellung	Bereitschaftsstellung	Schlafstellung
Blaukrönchen V, V, 337. Grosstrappe V, VI, 152. Mandelkrähe VII, VI, 543. Brandente VIII, 121. Graugans VII, VI, 174, 177. Junge Sperlinge XVII, 94. Stare XXVII, I, T. 17.	**Vögel.** Hüttenuhu V, V, 84 und VII, VI, 371. Waldohreneule VII, IV, 581. Muti (Falke) V, VI, 265. Seeadler V, VI, 312. Habichtsadler V, VI, 295. Gabelweihe VII, VI, 399. Kiebitz VIII, 90. Grünhänflinge VIII, 68. Misteldrossel XX, p. XV. Singdrossel XX, 196. Paradiesvogel III, II, Titelbild und I, 451. Kernbeisser V, V, 294. Pirol VII, VI, 590. Hausrötel VII, V, 227. Scherenschnabel VII, V, 89. Schwarzamsel VII, IV, 283. Junge Singdrossel VII, IV, 343. Haubenlerche VII, VI, 422. Krähenscharbe XX, 260. Eisseetaucher VII, VI, 432. Höckerschwan VII, V, 410. Rohrdommel XXI. Grosse Rohrdommel VII, VI, 263. Trappe XIV, 420 und VII, V, 508. Glanzhuhn I, 448. Argusfasan I, 453. Raubseeschwalbe XXVII, V, T. 5. Austernfischer XXVII, I, T. 10. Kleine Bekassine VII, VI, 235. Birkwild VII, VI, 453—457. Kampfhahn VII, V, 471. Waldschnepfen VII, IV, 167—168. Auerhuhn VII, VI, 339. Goldadler VII, IV, 441. Birkhahn XXIII, 314.	**Amphibien.** Grasfrosch VIII, 86. Laubfrosch, s. Text oben. Wechselkröte VIII, 27. Erdkröte V, VII, 699. **Vögel.** Waldkauz VII, V, 10 u. 11. Sturmmöwe VIII, 92. Storch VII, IV, 235. Flamingo VII, IV, 471.
	Säugetiere. Siebenschläfer VI, 19. Feldmaus VII, I, 271. Hausratte VII, I, 220. Waldwühlmaus VII, I, 312. Feldhase VII, II, 325. Hamster VII, II, 185. Hamster VI, 108. Hamster XVII, 114. Hirsch VIII, 6. Rothirschkalb XVII, 23.	**Säugetiere.** Ai (Faultier) V, II, 647. Haselmaus VI, 137. Siebenschläfer VII, II, 71. Haselmaus VII, III, 425. Waldspitzmaus VII, I, 155. Igel V, II, 361. Anta (Tapir) V, III, 91. Hufeisennase (Fledermaus) VII, II, 518—519. Fliegende Hunde I, 450. Iltis VII, I, 285. Alpensteinbock V, III, 172. Trampeltier (Kamel) V, III, 152. Graufuchs V, II, 206. Potto V, I, 297. Schlankkori V, I, 291. Gorilla V, I, 42.
Säugetiere. Kaninchen VII, I, 64, 65 und XVII, 160. Hase VII, II, 323, 324. Abendsegler (Fledermaus) VII, II, 545. Wasserfledermaus VII, II, 524. Wildschwein VII, II, 345, 332. Bär VII, III, 141. Dammwild VII, II, 95, 96, Wapitikreuzungshirsch VII, I, 441. Elch VII, II, 263. Shikahirsch IX, 380. Rehe VII, III, 374, 391. Renntier VII, III, 11. Saigaantilope VII, III, 568, 569. Büffel IX, 420. Kamel VII, III, 613. Muffelwild VII, III, 612. Walrosse VII, II, 509, 512. Polarfuchs V, II, 192. Hermelin VII, I, 299. Magot VII, III, 549, 555. Gorilla V, I, 42. Ziegen XXIII, 552. Bergamasker Schafe XXIII, 564. Pelzflatterer XXVI, I, 327 Orang-Utan XXVI, II, 146.		

Tabelle 29 (Fortsetzung der Liste der Tiere).

Ruhestellung	Bereitschaftsstellung	Schlafstellung
	Kaukasushirsch VII, I, 445. Weissbartgnus XXII, 349. Giraffengazelle XXII, 377. Gemse VII, II, 3 und 27. Kitzbock VII, III, 371. Rehwild VII, III, 376, 402 und 416. Zebra XXII, 440. Giraffenbulle XXII, 1 und 236. Opossum VII, I, 82, 89. Steinmarder VII, II, 399. Hausmarder VII, II, 401. Ziesel VII, II, 429. Fischotter VII, III, 87. Fuchs VIII, 82. Schakal XXII, 322, 328. Mungo I, 19. Brüllaffe I, 372. Wildkatze XXIII, 194. Luchs XXIII, 388. Hauskatze XXVIII.	

Literaturverzeichnis zur Liste der Tiere.

I. F. Doflein, Das Tier als Glied des Naturganzen. 1914.

II. Fiebrig, Schlafende Insekten. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissenschaften Bd. 48. 1912.

III. Wallace, Der Malayische Archipel Bd. 2. 1869.

IV. Forbes, A Naturalist wanderings in the Eastern Archipelago. 1885.

V. Brehm, Tierleben, 3. Aufl., 1890.

VI. Zimmermann, Tiere der Heimat. (Ohne Datum.)

VII. Meerwarth und Soffel, Lebensbilder aus der Tierwelt 6 Bände. (Ohne Datum.)

VIII. Weicher's Naturbilder. 1908.

IX. Doflein, Ostasienfahrt. 1906.

X. Alcock, A naturalist in Indian seas. 1902.

XI. Doflein, Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. 1910.

XII. Szymanski, Zur Analyse der sozialen Instinkte. Biol. Zentralbl. Bd. 33. 1913.

XIII. Isaak, Ein Fall von Leuchtfähigkeit bei einem europäischen Grossschmetterling. Biol. Zentralbl. Bd. 36 S. 217. 1916.

XIV. Haacke, Die Schöpfung der Tierwelt.

XV. Szymanski, Über Abwehrreflexe der Raupen (s. oben in der gleichen Sammlung.

XVI. Siedlecki, Java.

XVII. Braess, Tiere unserer Heimat, 2. Aufl., 1913.
XVIII. Verworn, Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Die sogenannte Hypnose der Tiere. Jena 1898.
XIX. Boas, Zoologie.
XX. Kearton, Tierleben in freier Natur. 1905.
XXI. Cornish, Tierleben.
XXII. Schillings, Mit Blitzlicht und Büchse. 1905.
XXIII. v. Tschudi, Das Tierleben der Alpenwelt, 11. Aufl., 1890.
XXIV. Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. 1913.
XXV. Korb, Die Schmetterlinge Mittel-Europas, Taf. XXII, S. 112.
XXVI. Die Wunder der Natur, 3 Bände.
XXVII. Georg E. F. Schulz, Natur-Urkunden, 8 Hefte. 1908—1909.
XXVIII. G. Jacobi, Die photographische Momentaufnahme im Dienste der Tierpsychologie. Kosmos, Heft 9 S. 303. 1915.
XXIX. F. Doflein, Der Ameisenlöwe S. 37. 1916.
(Wenn ich in dieser Liste einige populäre Werke anführe, so geschieht dies weniger wegen des nicht immer auf der Höhe stehenden Textes als wegen der ausgezeichneten Naturaufnahmen.)

2. Der Umfang der rezeptorischen und Aktionssphäre.

Die tierische Handlung lässt sich als eine Wechselwirkung zweier Komplexe, und zwar der rezeptorischen und der Aktionssphäre, betrachten.

Um handeln zu können, muss das Tier in seinem Ruhezustand durch eine Reizeinwirkung gestört sein. Dann handelt es, mit anderen Worten, führt es eine motorische Reaktion aus, um das innere Gleichgewicht, d. h. den Ruhezustand[1]), herzustellen.

Die Handlung als Reaktion auf einen Reiz bzw. durch den letzteren bewirkte Rezeption betrachtet, ist ohne etwaige Änderung im bisherigen Zustande des Organismus, die bloss durch Angreifen einer Kraft bedingt sein kann, undenkbar; ebenso wie umgekehrt eine wirksame Rezeption eine Reaktion notwendigerweise hervorrufen muss.

Der Angriffspunkt für die Reize stellt die Rezeptionssphäre dar; ihren Gegenpol, wodurch sich der Effekt äussern kann, bildet die Aktionssphäre.

Diese elementare Erkenntnis der Wichtigkeit beider Sphären für das Verständnis der tierischen Handlung gebietet uns, sich Rechen-

1) Vgl. auch Bohn.

schaft über den Umfang der rezeptorischen und Aktionssphären abzugeben.

Die hier herrschenden Verhältnisse sind so einfach und so auffallend, dass sie, obwohl sie aller Wahrscheinlichkeit nach vielen oder gar sämtlichen Forschern auf diesem Gebiete mehr oder weniger bekannt sein dürften, als selbstverständlich und naturgemäss betrachtet, bisher meines Wissens noch nicht formuliert worden sind.

Indessen liegt stets ein grosser heuristischer Wert im Klarlegen und im exakten Formulieren von augenscheinlich und selbstverständlich erscheinenden Voraussetzungen.

Der unmittelbaren Beobachtung sind bloss die motorischen Reaktionen, auf Grund deren sich erst Schlüsse auf die Rezeptionsfähigkeit der Tiere ziehen lassen, zugänglich.

Jede Tierart zeigt eine gewisse, recht beschränkte Anzahl von koordinierten Bewegungskomplexen, denen eine hohe biologische Bedeutung zukommt, und deren Summe das Verhalten dieser Art ausmacht.

Die hauptsächlichsten Formen solcher Bewegungskomplexe sind die Reaktionen des Nahrungserwerbes und der Nahrungsaufnahme, des Fortpflanzungsgeschäftes, der Abwehr, des Putzens und schliesslich der Lokomotion.

Die Gesamtheit dieser einzelnen Bewegungskomplexe stellt den Inhalt der Aktionssphäre einer Tierart dar; sie ist für die letztere ziemlich charakteristisch und bleibt relativ konstant [1]).

Durch die Beobachtung der Wirkung der Aktionssphäre können wir nun die Schlüsse auf die Rezeptionssphäre ziehen.

Jeder Bewegungskomplex lässt sich durch verschiedene Reize schon bei deren erstmaliger Einwirkung ohne die vorhergehende Erfahrung mehr oder weniger prompt hervorrufen; dies ist indessen bloss deshalb möglich, weil die Reize durch die Vermittlung der Sinnesorgane in irgendwelcher Weise rezipiert und weitergeleitet werden.

Auf Grund dieser Erkenntnis gelangte man zur Überzeugung, dass es angeborene, durch den Körperbau bedingte feste Verbindungen zwischen gewissen Rezeptionen und Bewegungskomplexen geben müsse.

---

1) Vgl. auch Jennings, Das Verhalten der niederen Organismen. 1910.

Beispiele solcher angeborenen Verbindungen zwischen Rezeption und Reaktion stellen die sogenannten Instinkte dar.

Wenn zum Beispiel planktonische Krebsarten, frisch ausgeschlüpfte Hautflügler und allerlei andere Insekten gleich beim erstmaligen Versuch gegen die Lichtquelle hin fliegen bzw. schwimmen, so lässt sich hier eine feste, angeborene, von jeder Erfahrung unabhängige Verbindung zwichen der bestimmten Lichtrezeption und der progressiven Lokomotion vermuten.

Wenn Tubifex, ein einheimischer Borstenwurm, ohne jegliche vorangehende Erfahrung auf viele mechanische Reize mit einem blitzschnellen Zurückziehen des sonst herausragenden Hinterkörpers ins Wohnrohr reagiert, so ist man zur Annahme einer angeborenen, von jeder Erfahrung unabhängigen Verbindung zwischen den Rezeptionen dieser Reize und der motorischen Reaktion des Zurückziehens des Hinterleibes wohlberechtigt.

Oder wenn ein Stück Sardinenfleisch mit einem Tentakel der Meduse Aiptasia in Berührung gebracht wird, so reagiert zunächst der berührte Teil ohne jedes Lernen mit Entladung der Nesselkapselzellen und hierauf mit Kontraktion und Biegung des ganzen Tentakels nach einwärts. Sodann erfolgt die Beteiligung der anderen Tentakeln, welche sich dabei einwärts bewegen und über dem ergriffenen Bissen zusammenklappen [1]).

Der Mechanismus dieser komplizierten Handlung wird nur dann begreiflich, wenn wir die angeborene, von jeder Erfahrung unabhängige Verbindung zwischen gewissen Rezeptionen und der Bewegungskette der Tentakeln voraussetzen usw. usw.

Wenn man imstande wäre, bei einer Tierart sämtliche angeborenen Verbindungen zwischen allen Rezeptionen und allen Bewegungskomplexen festzustellen, so könnte man sich Rechenschaft von der Gesamtheit der von Geburt an wirksamen, d. h. eine motorische Reaktion obligatorisch und ohne jede Erfahrung hervorrufenden Rezeptionen geben.

Diese Kategorie von Rezeptionen würde einen ansehnlichen Teil der Rezeptionssphäre einer Tierart ausmachen, wohl aber nicht die ganze Rezeptionssphäre für sich in Anspruch nehmen, wenigstens bei den Tierarten nicht, die neue Verbindungen zwischen bisher unwirk-

1) Zitiert nach Baglioni, Physiologie des Nervensystems. Handb. d. vergl. Physiol. herausgeg. von Winterstein S. 42—43. 1910.

samen Rezeptionen und einer bestimmten, dem angeborenen Bewegungskomplex angehörenden motorischen Reaktion durch wiederholt gemachte Erfahrung entstehen lassen können.

Die meisten (alle?) Tierarten reagieren nicht bloss auf die von Geburt an wirksamen Rezeptionen mit bestimmten Bewegungen, sie können auch auf bisher unwirksame Reize doch schliesslich reagieren erlernen. Man sagt, dass das Tier neue Assoziationen ausgebildet hat bzw. eine Gewohnheit entstehen liess. Dies bedeutet aber nichts weiteres als das Wirksamwerden eines bisher unwirksamen, jedoch rezeptionsfähigen Reizes der Aussenwelt.

Wenn man zum Beispiel vor einem Affen Gefässe von verschiedenen Formen aufgestellt hat, bevorzugt das Tier kein Gefäss, wie dies aus seiner motorischen Reaktion zu schliessen ist. Der Affe wird nicht durch ein Gefäss von bestimmter Form angezogen und richtet nicht seine Bewegung zur Stelle, wo dieses oder jenes Gefäss sich befindet: alle Formen sind scheinbar für das Tier indifferent. Wir können nicht wissen, ob das Tier überhaupt die Formen wahrnehmen und unterscheiden kann. Wenn man aber dem Tier in einem stets gleichen Gefäss von bestimmter Form längere Zeit hindurch das Futter verabreicht, so lernt das Tier schliesslich die Form des Gefässes kennen. Der Affe unterscheidet nun dieses Gefäss unter vielen anderen Gefässen von allerlei Formen und bevorzugt dasselbe, was sich darin äussert, dass das Tier die Bewegungsrichtung gegen dieses Gefäss einschlägt. Mit anderen Worten, der bisher unwirksame, jedoch der Rezeption zugängliche Reiz ist wirksam geworden [1]). Oder zum Beispiel können wir nicht wissen, ob eine weisse Ratte Licht und Dunkelheit unterscheiden kann. Wenn ein Tier in einen Käfig, von dem zwei Ausgänge, der eine beleuchtet, der andere dunkel gelassen, hinausführen, gesetzt wird, so bevorzugt das Tier weder den einen noch den anderen Ausgang; es erwählt unregelmässig jene oder diese Tür, um in die Freiheit zu gelangen. Wenn aber das Tier stets einen elektrischen Schlag erhält, falls es sich gegen den dunklen Ausgang wendet, so erlernen schliesslich einige Tiere nach vielen Versuchen das Licht von der Dunkelheit zu unterscheiden, was sich dadurch erkennen lässt, dass das Tier nun stets den beleuchteten

1) Zitiert nach Edinger und Claparéde, Methoden der vergleichenden Psychologie.

Ausgang erwählt [1]). Das heisst, es ist der bisher unwirksame, jedoch der Rezeption zugängliche Reiz, wirksam geworden usw. Die Möglichkeit der Ausbildung neuer gewohnheitsmässiger Reaktionen beweist, dass das Tier mehr Rezeptionen empfängt und hiermit sein Unterscheidungsvermögen entwickelter sein muss, als dies auf Grund der instinktiven, von Geburt an bestehenden, nicht erworbenen Verbindungen zwischen Reiz und Reaktionen zu schliessen wäre. Wenn das Tier auf jeden der Rezeption zugänglichen Reiz unausbleiblich mit einer motorischen Reaktion antworten müsste, wäre die Entstehung neuer Verknüpfungen zwischen bisher unwirksamen, jedoch rezeptionsfähigen Reizen und den Bewegungskomplexen undenkbar. Das Tier muss also mehr rezipieren, als dies seine angeborenen Handlungen würden vermuten lassen.

Wenn wir uns nun Rechenschaft vom ganzen Umfang der Rezeptionssphäre eines Tieres geben wollen, so müssen wir zunächst unser Augenmerk auf jene Rezeptionen richten, die von Geburt an und ohne vorangehende Erfahrung wirksam sind und mit Notwendigkeit eine motorische Reaktion nach sich ziehen müssen. Zu diesen Rezeptionen gesellen sich noch weitere, die das Tier dank dem Bau seiner Sinneswerkzeuge empfangen muss: sie bleiben jedoch zunächst unwirksam. Sie bilden jedoch Vorrat und conditio sine qua non für die Möglichkeit der Entstehung neuer Assoziationen zwischen Reiz und Reaktion. Schliesslich bilden die letzte Kategorie jene Rezeptionen, welche, früher unwirksam, jetzt aber durch eine erworbene assoziative Verbindung mit gewohnheitsmässiger Bewegung, also durch Erfahrung, effektiv geworden sind und vom Tier wiedererkannt werden; sie bilden seine Wiedererkennungssphäre. Die Wiedererkennungssphäre ist aber wohl viel geringer als die eigentliche Rezeptionssphäre.

Der Umfang der ganzen Rezeptionssphäre besteht also aus drei Kategorien von Rezeptionen, die in Hinsicht auf ihre Wirksamkeit, d. h. die Fähigkeit, eine motorische Reaktion zu bewirken, folgende sind:

1. ohne jegliche Erfahrung wirksame,
2. ohne vorhergehende Erfahrung unwirksame,
3. durch Erfahrung wirksam gewordene.

Alle wirksamen Rezeptionen, sei es von Geburt an wirksame, sei es durch Erfahrung wirksam gewordene, rufen eine motorische

---

1) Vgl. meine Arbeit: Lernversuche bei weissen Ratten. Pflüger's Arch. Bd. 158.

Reaktion hervor, die zum engen Kreise des für jede Tierart charakteristischen Bewegungskomplexes gehört, so dass wir auf Grund der motorischen Reaktion nicht auf die Art der Rezeptionen (von Geburt an wirksame, durch Erfahrung wirksam gewordene?) schliessen dürfen[1]). Als Kriterium für die Klassifikation der Handlungen kann hiermit lediglich die Art und Weise, wie die Rezeption wirksam geworden ist, dienen; nicht aber die für verschiedene Rezeptionen, die stets gleich bleibenden motorischen Reaktionen. Denn im Endstadium ihrer Entwicklung sind alle Handlungen, von der effektorischen Seite her betrachtet, ziemlich gleich. Dies kommt davon, dass das Tier gleich von Geburt an bzw. schon nach kurzer Übung im Jugendalter ziemlich alle für die Art charakteristischen und in der phylogenetischen Entwicklung fixierten Bewegungsarten in der Wirklichkeit beständig vollführen muss, um sich im Leben behaupten zu können. Es reagiert aber weit nicht auf alle Erscheinungen der Aussenwelt, die es auf Grund des Baues seiner Sinnesorgane rezipieren kann.

Wir sehen, dass bei den erwachsenen Individuen der meisten (allen?) Tierarten den drei oben beschriebenen Kategorien von Rezeptionen (von Geburt an wirksame, ohne vorhergehende Erfahrung unwirksame und durch Erfahrung wirksam gewordene) bloss eine Kategorie von Aktionen, und zwar schon von Geburt an bzw. von der frühesten Jugend an perfekt und beständig ausgeübten, gegenübersteht.

Diese Tatsachen beweisen, dass der Organismus neben einer bestimmten Anzahl von wirksamen Rezeptionen einen Vorrat von Reserverezeptionen besitzt, aus denen er Verbindungen zwischen bisher unwirksamen Rezeptionen und Aktionen herstellen kann. Er verfügt aber nicht über einen Vorrat von Reserveaktionen, d. h. es können nicht Verbindungen zwischen irgend welchen Rezeptionen und einer neuen, bisher nicht bekannten und vom Tier schon früher vollführten Aktion ausgebildet werden[2]). Das erworbene Verhalten wird

1) In diesem Zusammenhang möchte ich die folgende Äusserung Lotze's anführen: „Die Muskeln können überhaupt mehreren Herren dienen, wie sie nicht bloss auf Reize des Willens, sondern auch auf Erregungen sensibler Nerven sich im Reflex zusammenziehen." (Mediz. Psychol. S. 303. 1852.) Vgl. auch das Sherrington'sche Prinzip der gemeinsamen Strecke.

2) Alle Abrichtung besteht bloss in der Anpassung der schon früher im normalen Leben wiederholt vollführten Bewegungskomplexe an die vom Menschen bestimmte Aufgabe. Auch die sogenannten vikarierenden Bewegungen sind nichts anderes, als das Vertreten einer Effektorengruppe durch die andere, die die ähnliche Reaktion unter abweichenden Umständen bereits früher öfters ausführte. (Vgl. oben die Abhandlung „Über die Putzreflexe der Insekten".)

eben dadurch charakterisiert, dass die schon öfters ausgeführte Aktion sich durch neue ungewöhnliche, das heisst bisher unwirksame Rezeptionen herbeiführen lässt.

Wir können alle diese Befunde in der Form einer Gesetzmässigkeit ausdrücken, die etwa besagen würde, dass, vom psycho-physiologischen Standpunkte aus betrachtet, die Rezeptionssphäre mannigfaltiger und umfangreicher als die Aktionssphäre ist.

Die Tatsache der grösseren Mannigfaltigkeit ber Rezeptionssphäre als der Aktionssphäre, die zum wichtigsten und elementarsten Gesetz der vergleichenden Lehre von der Handlung gezählt werden muss, bildet die Grundlage, auf der sich die Weiterentwicklung des tierischen Verhaltens vollziehen kann. Diese Weiterentwicklung bestünde eben in der fortschreitenden Fähigkeit, eine immer grössere Rezeptionenmenge wirksam werden zu lassen; je weniger Zeit die Entstehung einer neuen Gewohnheit bzw. die Ausbildung einer neuen Assoziation erfordert, um so vollkommener gestaltet sich die Evolution.

Damit steht im Zusammenhang, dass bei den niederen Tierklassen vielleicht das Bemerkenswerteste jenes ist, was die Tiere tun, bei den höheren Tierklassen bzw. beim Menschen aber, was sie tun können. Der grössere Umfang und die grössere Mannigfaltigkeit der Rezeptionssphäre als der Aktionssphäre ist schliesslich eine der Vorbedingungen für die Entstehung des Denkvermögens. Denn die Entwicklungsmöglichkeit für dieses Vermögen ist eben gegeben in der Empfänglichkeit für mannigfaltige Reize (Eindrücke), von denen keiner so wirksam wäre, dass er eine unmittelbare motorische Reaktion hervorrufen würde, und jedoch stark genug wirkte, um die Aufmerksamkeit zu fesseln und apperzipiert zu werden.

Indessen betreten wir mit dieser Bemerkung, die ausschliesslich durch die Introspektion gewonnen und begründet werden kann, das weite Gebiet der empirischen Psychologie.

Es ist nicht meine Absicht, mich weiter in dieses Gebiet zu vertiefen; ich möchte nur zum Schluss hervorheben, dass wir viel mehr Gedanken in uns aufkommen lassen, als wir Handlungen ausführen, die durch diese Gedanken sich motivieren liessen[1]). Man kann also

1) Wie diese Motivation vom erkenntnis-theoretischen Standpunkte aufzufassen wäre, d. h. ob sie vom Standpunkte der Wechselwirkungslehre oder des psycho-physischen Parallelismus betrachtet werden sollte, halte ich bei diesen Ausführungen für eine nebensächliche Frage.

getrost sagen, dass auch die Erkenntnissphäre umfangreicher und mannigfaltiger als die Aktionssphäre ist. Wenn aber viele Handlungen sich als Ausdruck der die letzteren motivierenden Gedanken betrachten lassen, so gibt es ganze Reihen von Gedanken, die von Haus aus niemals zur Handlung führen können. Im Bewusstwerden des Missverhältnisses zwischen der Erkenntnis- und Aktionssphäre, wie auch in der Unmöglichkeit, manchen Gedanken in die Handlung umzusetzen, liegt die psycho-physiologische Quelle mancher Disharmonie im menschlichen Leben.

(Aus dem Institut für experimentelle Pharmakologie der Universität Lemberg.

Über die sekretorische Innervation der Nebennieren.

(Kritische Bemerkungen über die Arbeiten von: Asher, Elliott, Cannon und de la Paz, Anrep, Tscheboksareff, Kahn und Eiger.)

Von

Prof. Dr. **L. Popielski.**

Im Hinblick auf die Tatsache, dass der geringste, mittelbare oder unmittelbare mechanische Druck auf die Nebenniere zum Auftreten von Adrenalin im Blute führt, äusserte ich die Meinung, dass die bisherigen Versuche den Nachweis von nervösen Einflüssen auf die Adrenalinsekretion der Nebenniere sowie den Nachweis von Adrenalin im Blute, als eines ständigen Sekretes der Nebenniere zu führen, nicht als überzeugend angesehen werden können.

Insbesondere hob ich in bezug auf die Untersuchungen von Asher über Sekretionsnerven der Nebennieren hervor, dass er nicht mit der Möglichkeit des Einflusses von mechanischer Reizung der Nebenniere durch Druck auf den Ausfall seiner Versuche mit Splanchnicusreizung rechne. Als Beweis der Richtigkeit meines Schlusses führte ich die entsprechenden Stellen aus Asher's Arbeit wörtlich an. In seiner Antwort auf meine Einwendungen erklärte Asher[1]), dass er die Nn. splanchnici mittels Gotech'scher Elektroden reizte, die in der Bauchhöhle angebracht waren, und fügte hinzu: „Fast möchte man aus Popielski's Angaben vermuten, dass ihm die einzige zulässige Art der Reizung des Splanchnicus ohne jeden Eingriff am Tiere während der Reizung unbekannt ist." (S. 373.)

Ich kann nicht umhin, hier darauf hinzuweisen, dass die Kenntnis der Elektroden von Gotech und ihre Anwendung keine hinreichende Garantie für die Exaktheit der damit vorgenommenen Untersuchungen

1) L. Asher, Pflüger's Arch. Bd. 166 S. 372—374. 1917.

bietet. Drücken der Nebenniere führt zum Auftreten von Adrenalin im Blute. Jedoch der Druck auf die Nebennieren ruft die Blutdrucksteigerung nicht während des Druckes selbst hervor, sondern erst nach seiner Beendigung. Es kam vor, dass sowohl während des Druckes als auch nach Beendigung desselben der Blutdruck nur um weniges stieg, und erst, nachdem der Hund auf die andere Seite gelegt war, bedeutend in die Höhe ging. Daraus ist zu schliessen, dass hier nicht das Drücken der Nebenniere allein von Bedeutung ist, sondern auch das Ausdrücken der Elemente der Marksubstanz, ihre Verschiebung der Nebennierenvene entlang in der Richtung des allgemeinen Blutkreislaufes. Diese Tatsache ist wichtig, da sie darauf hinweist, dass in den Anfängen der Nebennierervenen sich Marksubstanz befinden kann, die erst unter dem Einfluss von ganz unbedeutenden Maassnahmen in den allgemeinen Blutkreislauf hineingelangt — sei es als Ganzes auf einmal oder nur teilweise allmählich — und den Blutdruck steigern kann. Asher (Zeitschr. f. Biol. Bd. 58 S. 280. 1912) unterband in seinen Versuchen vor der Exstirpation des Darmes, Magens und der Milz die Art. coeliaca und mesenterica sup., die in der Nachbarschaft der Nebennieren liegen, und unterband dann nach Entfernung des Blutes aus den Därmen durch Streichen mit den Händen und sanftes Kneten doppelt die Pfortader. „Dann fand die Abbindung und Durchschneidung der beiden, schon vorher präparierten Nn. splanchnici statt, worauf nach passenden Ligaturen die Exstirpation aller Därme, des Pankreas, der Milz und des Magens erfolgte“ (Asher, l. c. S. 280). Dann wurde die Nebenniere, „sobald man ihrer ansichtig wird, durch mit warmer Kochsalzlösung getränkte Watte bedeckt“. Zum Zwecke der Abklemmung (Asher, l. c. S. 282) wurden die Nebennierenvenen zu Beginn des Versuches schonend freigelegt.

Die durchschnittenen Nn. splanchnici kamen in Gotech'sche Elektroden, was auch mit der Möglichkeit von Drücken der Nebennieren verbunden ist. Die beschriebenen Maassnahmen führten unvermeidbarerweise zum Druck auf die Nebennieren; als Folge davon sammelte sich in den Anfängen der Venen der Organe eine gewisse Menge von Marksubstanz an. Aus diesen Venen gelangte beim Reizen der Nn. splanchnici, was zur Erweiterung der Blutgefässe der Nebennieren führte, Adrenalin ins Blut. Besondere, von mir vorgenommene Versuche beruhten darauf, dass ich die Brustaorta während 1 Minute abklemmte und gleichzeitig während dieser Zeit

einen Druck auf die Nebenniere ausübte. Nach Abnahme der Klemme von der Aorta stieg der Blutdruck erheblich über die Norm, was nicht der Fall war, wenn die Aorta ohne gleichzeitigen Druck auf die Nebenniere abgeklemmt wurde. Dieser Versuch beweist, dass das in den Anfängen der Nebennierenvene angesammelte Adrenalin mit Leichtigkeit in den allgemeinen Kreislauf übergehen kann. Schliesslich ist während der Reizung der Nn. splanchnici selbst, in den Versuchen von Asher ein Drücken der Nebennieren nicht ausgeschlossen. Die in Watte gewickelten Elektroden mit den Nerven beliess Asher in der Bauchhöhle, ohne ihre Lage zu fixieren. Die Elektrodendrähte erstreckten sich durch die Wunde der Bauchdecken zum elektrischen Apparate. Bei den Atembewegungen konnten die Elektroden ihre Lage verändern und einen mittelbaren oder unmittelbaren Druck auf die Nebennieren ausüben.

Ferner spricht Asher von Stromausbreitungen (l. c. S. 286), welche durch Reizung des Peritoneums auf reflektorischem Wege Herabsetzung des Blutdruckes als ersten und — man muss zugeben — hauptsächlichsten Effekt der Splanchnicusreizung in seinen Versuchen hervortreten liessen. Diese Stromausbreitungen konnten auch auf den Plexus coeliacus [1]) übergreifen, und Berührung, wie überhaupt Reizung dieses bewirkt auch in tiefer Narkose starke Kontraktionen des Körpers des Tieres.

Nehmen wir an, dass Stromausbreitungen auch nur einen schwachen Reiz auf den Plexus coeliacus ausübten und nur bei einer gewissen Lage der Elektroden abhängig vom Aus- und Einatmen des Tieres waren, so könnten Bewegungen oder Kontraktionen einzelner Muskelgruppen des Tieres mit Leichtigkeit eine Verschiebung der Elektroden mit Zerrung der Nn. splanchnici oder mit direkter Berührung der Nebenniere hervorrufen.

Wenn auch Asher (S. 298) sagt, dass der Effekt der Reizung der Nn. splanchnici nicht von Bewegungen abhängt, die ganz ausgeschlossen waren, so konnten sie doch leicht der Aufmerksamkeit entgehen, wenn sie gleichzeitig mit den Atembewegungen erfolgten. So entscheidet also die Bekanntschaft mit den Elektroden von Gotcch nicht über die Exaktheit der Untersuchungen. Im Hinblick auf diese nicht greifbaren, aber unvermeidlichen und von Asher

1) Popielski, Zur Physiologie des Plexus coeliacus. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1903 S. 338—360.

nicht erwogenen mechanischen Einflüsse auf die Nebenniere ist der unbeständige, schwankende und unbestimmte Ausfall seiner Untersuchungen erklärlich. Wenn Asher aus seinen Experimenten den Schluss gezogen hätte, dass der N. splanchnicus der Sekretionsnerv für die depressorischen Substanzen der Nebenniere ist, so wäre das mehr begründet als der Schluss auf Sekretionsnerven für pressorische Substanzen beziehungsweise Adrenalin. Der blutdrucksenkende Effekt tritt als die allererste Wirkung der Reizung der Nn. splanchnici auf beim ersten Eindringen des Stromes in die Nerven, was an den Einfluss der Chordareizung auf die Speichelsekretion erinnert. Ferner tritt in vielen Versuchen die Blutdrucksenkung ungleich deutlicher hervor als die Erhöhung.

So beträgt in Nr. 2 die Senkung 4 mm Hg gegen 3 mm Erhöhung; in Nr. 3 die Senkung: 9 mm, die Erhöhung: 6 mm; in Nr. 4 die Senkung: 9 mm, die Steigerung: 7 mm; in Nr. 19 betragen beide Werte 3 mm; in Nr. 22 die Senkung: 9 mm, die Erhöhung: 0; in Nr. 23 die Senkung: 14 mm, während die Erhöhung überhaupt fehlt; diese fehlt auch in Nr. 24, dabei beträgt die Senkung 10 mm.

In einigen Versuchen wird nur Senkung angetroffen, wie zum Beispiel in Nr. 10 und den schon erwähnten Nr. 22, 23, 24. Schliesslich ist in zahlreichen Versuchen die Blutdrucksteigerung so unbedeutend, dass man sie nicht als Effekt der Splanchnicusreizung ansehen kann.

In den Versuchen Nr. 1 beträgt die Erhöhung 3 mm, in Nr. 2: 5 mm, in Nr. 3: 5 mm, in Nr. 4: 7 mm, in Nr. 12: 4 mm, in Nr. 19: 2 mm, in Nr. 20: 3 mm. Zu den Versuchen Nr. 22—29, in denen eine so starke Blutdrucksenkung erfolgte, bemerkt Asher, dass er diese Erscheinung mehrfach beobachtet habe und erklärt, dass dies nach einer grösseren Anzahl von Reizen, die 1½ Minuten und mehr andauern, auftritt. Diese Erklärung widerspricht den Resultaten des Versuches vom 14. Juni 1910, wo er nach einer erheblich grösseren Zahl von Reizungen eine Blutdruckerhöhung um 12 mm Hg (Nr. 17) fand.

Beweise für die Richtigkeit seiner Anschauung, dass die Nn. splanchnici die Sekretionsnerven für das Adrenalin seien, sieht Asher in den Arbeiten von Elliott, Cannon und Anrep. Er weist darauf hin, dass ich die „schöne Arbeit von Elliott“ merkwürdigerweise nicht erwähne. Auch von anderen, nicht weniger schönen Arbeiten spreche ich nicht. Ich unterliess das, um den Umfang der Arbeit, in der ich mich vor allem bemühte, die eigenen

Untersuchungen gedrängt darzustellen, nicht zu vermehren. Jeder Forscher, der sich speziell mit dem gleichen Thema beschäftigt, vervollständigt sich ohne Schwierigkeit die bescheidene Anzahl der von mir zitierten Autoren. Die Arbeit von Elliott verdient in der Tat volle Aufmerksamkeit. Er schreibt mit Beziehung auf die vorläufige Mitteilung von Asher (Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24 S. 928. 1910) über Sekretionsnerven:

„Several years earlier I hat attempted identical experiments and with a like result, but did not regard them as sufficienty convincing for publication because the blood-pressure rise produced from the suprarenals, like that in Asher's series, was never as much as 20 mm. A rise of 15 mm. is too near to the limit of error." (p. 399).

Über die definitive Arbeit von Asher (Ztschr. f. Biol. Bd. 58 S. 274. 1912) äussert sich Elliott wörtlich, wie folgt: „Since the above was written, Prof. Asher has published the full account of his experiments. No tracings are reproduced. The blood-pressure figures certainly do show the effect of the suprarenal excretion, though as a matter of fact none are higher than the low figures which I had obtained in my own earlier experiments and thought to be inconclusive." (p. 399).

Elliott wiederholte Asher's Experimente und fand die Resultate von dessen Untersuchungen „definite and certain".

An der dezerebrierten Katze konnte er leicht Blutdrucksteigerung um 40—60 mm feststellen, und er hält das für keinem Zweifel unterliegend. Zum Glück gibt er das genaue Protokoll des Versuches an der dezerebrierten Katze an. Ich führe diesen Versuch wörtlich an, da daraus unmittelbar ersichtlich sein wird, wovon die Blutdrucksteigerung in Elliott's[1]) Versuchen abhing, S. 399 (57):

Kleine Katze.

10^h 00′ Gehirn und oberer Anteil des Rückenmarkes vollkommen zerstört. Brusthöhle eröffnet und beide Nn. sympathici durchschnitten und auf die Elektroden gelegt.

10^h 15′ Reizung beider Nn. splanchnici. Erhöhung des Blutdruckes von 48 auf 166 mm.

10^h 25′ Exstirpation des Magen-Darm-Kanales und der Nieren; der Blutdruck sank nicht.

10^h 37′ Reizung beider Nn. splanchnici. Nach einer Latenzperiode von 13 Sekunden stieg der Blutdruck von 36 auf 84 mm, das

1) T. R. Elliott, The control of the suprarenal glands by the splanchnic nerves. Journ. of Physiol. vol. 44 p. 374. 1912.

ist um 48 mm. Keine Stromschleifen zur Körpermuskulatur, aber Rumpfhaare stark gesträubt.

10^h 43′ Drücken der linken Nebenniere; keine Blutdrucksteigerung.

10^h 45′ Erneute Reizung beider Nn. splanchnici. Erhöhung des Blutdruckes von 40 auf 96 mm, das ist um 56 mm.

10^h 48′ Exstirpation beider Nebennieren ohne Verletzung der Nn. splanchnici.

10^h 55′ Reizung der Nn. splanchnici, anfangs bei Rollenabstand 17, dann bei 0. Der Blutdruck bleibt unverändert auf 26 mm, aber Rumpfhaare stark gesträubt. In Wirklichkeit erhob sich jedoch der Druck auf Grund der Kurven (Fig. 8) um 6 mm Hg, was bei der Beurteilung von Asher's Versuchen in Betracht gezogen werden muss.

Diesen Befund wiederholte er mit dem gleichen Erfolge in fünf verschiedenen Versuchen an Katzen. Der Blutdruck stieg maximal um 66 mm, minimal um 34. Diese Steigerung hing jedoch nicht von der Reizung von Sekretionsnerven, sondern vom Druck auf die Nebenniere ab: 1. während der Exstirpation des Magen-Darm-Kanales und der Nieren, 2. vom direkten Drücken der Nebenniere, wonach Elliott die Nn. splanchnici reizte. Das oben angeführte Experiment zeigt weiter, dass er nicht mit der Bedeutung des Drückens der Nebenniere auf den Ausfall der Versuche rechnet. Hier ist noch einmal hervorzuheben, dass Elliott die Nebenniere drückt und unmittelbar danach die Nn. splanchnici reizt. Es ist klar, dass seine Versuche nur als Beweis des Einflusses des Drückens der Nebenniere auf den Übergang von Adrenalin ins Blut dienen können. Ich will hier nicht tiefer auf seine Versuche über den Adrenalingehalt der Nebennieren unter dem Einfluss von β-tetranaphthylamin, Morphin, Äther, Chloroform, Urethan, Diphtherietoxin, β-Imid. eingehen. Dabei tritt die Verminderung des Adrenalins nur in der Nebenniere mit erhaltenen Nn. splanchnici auf, während der Adrenalingehalt auf der Seite der durchschnittenen Nerven unverändert bleibt. Aus diesen Versuchen würde hervorgehen, dass die Nervenzentren einen Einfluss auf die Adrenalinsekretion ausüben.

Vor allem ist hervorzuheben, dass Kahn bei der Narkose weder Übergang von Adrenalin ins Blut noch Verminderung desselben in der Nebenniere bzw. Abnahme der Chromierbarkeit der chromaffinen Substanz feststellen konnte. (Kahn, Pflüger's Arch. Bd. 128 S. 519. 1909.) Diese Frage verlangt also weitere Untersuchungen. Ferner, falls es sich zeigen sollte, dass die Versuche von Elliott nach ihrer faktischen Seite richtig sind, so können sie

doch anders erklärt werden, unabhängig von der Annahme einer sekretorischen Innervation der Nebennieren.

Nach Durchschneidung des einen Nerven erfolgt in der gleichen Nebenniere im Vergleich mit der anderen Gefässverengerung ein Zustand von relativer Anämie, der ähnlich wie in meinem Versuche mit Kompression der Brustaorta (Pflüger's Arch. Bd. 139 S. 572, 573. 1911) zu vermehrtem Entstehen von Adrenalin gegenüber der anderen Nebenniere führen kann.

Die Durchschneidung des N. splanchnicus an sich bewirkt keinen Unterschied im Adrenalingehalt in beiden Nebennieren unter der Bedingung, dass das Tier sich ruhig verhält. Die Verminderung erfolgt während des Exzitationsstadiums bei der Äther-, Chloroformnarkose, nach Morphium (bei Katzen), β-tetra . . . usw.

In diesem Falle erhält die Nebenniere mit erhaltenen Nn. splanchnici viel mehr Blut als die andere (der Blutdruck steigt an, die Nerven bewirken noch stärkere Erweiterung).

Bei der stärkeren Durchblutung wird der Stoffwechsel intensiver ablaufen und als Folge den Gehalt an den zusammengesetzten Substanzen, an die gebunden das Adrenalin wahrscheinlich in den Nebennieren vorhanden ist, herabmindern. Daher müsste, damit die obigen Versuche von Elliott als Beweis für das Bestehen von Sekretionsnerven dienen könnten, der Einfluss der Durchblutung auf den Adrenalingehalt ausgeschaltet werden.

Die Untersuchungen von Cannon[1]), welche er gemeinsam mit de la Paz anstellte, sollen ein Beweis für das Bestehen von Nerveneinflüssen auf die Adrenalinsekretion sein, insofern psychische Erregungen sein Auftreten im Blute bewirken. Doch führt seine Methode der Blutentnahme aus der Nebennierenvene leicht zum Druck auf das Organ. Cannon führt einen Katheter von 2.6 mm Durchmesser durch die V. iliaca in die V. cava inferior oberhalb des Eintrittes der Nebennierenvenen. Der eingeführte Katheter braucht am ruhigen Tiere keinen Druck zu veranlassen. Ich habe die Methoden von Cannon selbst angewandt, aber wieder verlassen, da sich herausstellte, dass sie ungleichmässige, einander widersprechende Resultate ergeben. Weiterhin überzeugte ich mich, nach Eröffnung der Bauchhöhle an Hunden und Kaninchen, dass beim Bewegen des Katheters entlang der V. cava inferior Druck auf die

1) Cannon and de la Paz, Americ. Journ. of Physiol. vol. 28 p. 64. 1911.

Nebenniere erfolgen kann, was verständlich ist wegen der schrägen Lage der V. iliaca zur V. cava inferior.

Offenbar kann durch das Einführen bei einem unruhigen, während einer Reihe von Minuten (12 Minuten) aufgereizten Tiere noch viel leichter ein Druck auf die Nebenniere erfolgen. Ich habe diese Methode als unzweckmässig verlassen und durch eine von mir beschriebene ersetzt (Pflüger's Arch., Bd. 165 S. 583, 584).

Die Untersuchungen von Cannon können also keinesfalls als Beweis des Vorhandenseins von sekretorischen Nervenzentren gelten und sind nur dafür ein Beweis, dass mechanischer Druck auf die Nebenniere Adrenalin ins Blut überführt.

Interessant sind die Versuche von Anrep[1]), auf die sich Asher beruft. Er beschäftigte sich mit der Untersuchung der Beobachtung von Bayliss, dass Reizung des peripheren Endes des N. splanchnicus erst Erweiterung, dann Gefässverengerung der hinteren Extremität bewirkt, wenn diese durch Durchtrennung der N. ischiadicus und cruralis entnervt ist.

Bayliss und Lehndorff sehen das als eine Lokalreaktion der Blutgefässe an.

Anrep überzeugte sich, dass nach der Exstirpation der Nebennieren die Gefässverengerung an der hinteren Extremität nicht mehr auftritt; die Gefässe verhalten sich dann vollkommen passiv: sie erweitern sich nach Maassgabe der Erhöhung des Blutdruckes und kehren zur Norm zurück bei dessen Absinken. Anrep fasst deshalb die Gefässverengerung an der Extremität als Adrenalinwirkung auf, welches durch Nerveneinfluss ins Blut gelangte. Er führt dann eine Tatsache an, die man als ungewöhnlich bezeichnen kann. Wenn man die Nebenniere nur auf einer Seite exstirpiert und auf derselben Seite das periphere Ende des N. splanchnicus reizt, so erfolgt Gefässverengerung an der Extremität. Diese bleibt jedoch aus, wenn auch der andere N. splanchnicus durchtrennt ist. Wir haben es also mit der ungewöhnlichen Tatsache zu tun, dass durch Reizung von zentrifugalen Nerven reflektorisch Tätigkeit eines Organes ausgelöst wird, im gegebenen Falle der Nebenniere.

Die bisherigen Tatsachen der Physiologie[2]) geben keine Möglich-

1) Anrep, On the part played by the suprarenals in the nerv-and vascular reaction of the body. Journ. of Physiol. vol. 45 p. 307. 1912.

2) Kahn (Pflüger's Arch. Bd. 128 S. 519) kommt zu dem Schlusse, dass der linke N. splanchnicus einen Zweig an die rechte Nebenniere abgibt. Der

keit, diesen ungewöhnlichen Befund zu verstehen. Dagegen erklärt uns Anrep's experimentelle Methodik das Entstehen dieser Erscheinung. Er nahm seine Versuche in der Weise vor: „The splanchnics were exposed extraperitoneally from the back, and a string was passed round each suprarenal in order to exclude either or both as quickely as possible from the circulation by tying the string" (p. 307).

So waren also nicht die Nerven, sondern die mechanischen Eingriffe an der Nebenniere die Ursache des Überganges von Adrenalin in die Gefässbahn. Das Experimentieren unter solchen Bedingungen kann beliebige, unerwartete Resultate bringen. Solche sehen wir in der zweiten Arbeit von Anrep[1]), in der er Gefässverengerung am Hinterbein bei Reizung des zentralen Endes des N. ischiadicus und bei Erstickung erhielt.

Nach Durchschneidung des Nn. splanchnici trat die Gefässverengerung nicht mehr auf. Die Nervendurchschneidung nahm er in einem besonderen Versuche vor, in dem er, wie wohl anzunehmen ist, keine Ligatur um die Nebennieren anlegte und keinen Druck ausübte. Am interessantesten sind Anrep's Untersuchungen über den Einfluss der Erstickung auf die Gefässverengerung am Hinterbein. Auf einer der beigefügten Kurven sehen wir, dass mit dem Augenblicke der Erstickung sofort eine 20 Sekunden dauernde Gefässverengerung an der hinteren Extremität erfolgt, danach erweitern sich die Gefässe. Nach Exstirpation der Nebennieren bewirkt die Erstickung Erweiterung der Extremitätengefässe, gleichzeitig mit Blutdrucksenkung, was vom Gesichtspunkte Anrep's aus ganz unverständlich ist, da gerade nach der Exstirpation der Nebenniere die Gefässe der Extremität sich passiv verhalten sollten. Weiterhin ist vollkommen unverständlich, wenn nach Exstirpation der Nebennieren und bei Erhaltung der Nn. splanchnici, wie aus der angefügten Kurve hervorgeht, der Blutdruck bei der Erstickung sinkt. Nach Durchschneidung der Nn. splanchnici tritt keine Gefässverengerung mehr auf (während der Erstickung). Darauf gestützt, gelangt Anrep zum folgenden Schluss: „The action is taking place entirely through the intermediation of secretory nervous system so we see that the sercretory nervous apparat of the suprarenals can

rechte N. splanchnicus dagegen geht nur zur rechten. Anrep gibt nicht an, welchen Nerv er reizte; übrigens experimentierte er an Katzen.

1) Anrep, On local vascular reaction and their interpretation. Journ. of Physiol. vol. 46 p. 318. 1912.

be excited in all its parts, namely by the excitation of afferent nerves, or of the centre of efferent nerves" (Journ. of Physiol. vol. 46 p. 321. Dec. 1912).

Was das Verhalten des Adrenalins bei der Erstickung betrifft, so ist auf Gruud der in meinem Institute von Czubalski[1]) ausgeführten Versuche folgendes anzuführen: Während der Erstickung erscheint Adrenalin im Blute, aber niemals früher als am Ende der dritten oder Anfang der vierten Minute. Adrenalin, das man mit der Methode von Magnus am isolierten Darme nachweisen kann, tritt im Blute auf auch nach Durchschneidung des Rückenmarkes unter der Medulla oblongata und Durchtrennung der Nn. splanchnici; das ist also ganz unabhängig vom Zentralnervensystem. Es erscheint im Blute bei der Erstickung aller Wahrscheinlichkeit nach deswegen, weil die im Blute angesammelte CO_2 es aus einer komplexen, aber nicht beständigen Verbindung frei macht und das freigewordene Adrenalin ins Blut diffundiert.

Was die Versuche von Tscheboksareff[2]) betrifft, so habe ich sie in meiner Arbeit schon kurz erwähnt. Da Asher dessen Versuche von neuem als Beweis des Vorhandenseins von Sekretionsnerven für das Adrenalin anführt, gehe ich auf einige Einzelheiten der Untersuchungen von Tscheboksareff ein. Er führte seine Versuche an der linken Nebenniere von Hunden durch. Erst machte er die Laparotomie; senkrecht zum ersten Schnitte legte er einen zweiten von 15 cm Länge an. Mit Hilfe eines Schwammes drängte er den Magen und die Milz nach oben, den Darm nach rechts und die Niere nach unten. Dann ging er folgendermaassen vor: „Nachdem das peritoneale Blatt längs derselben (Lumbalvene) eingerissen war, präparierte ich zuerst das zentrale Ende der V. lumbalis sin. ab, d. h. denjenigen Teil derselben, welcher zwischen der Nebenniere und V. cava inferior gelegen ist, und legte mittels eines gekrümmten Hakens hier eine Ligatur um die Vene an. Darauf wurde ein Stück des peripheren Endes der V. lumbalis abpräpariert und in einer 3—4 cm langen Entfernung von der Nebenniere eine zweite Ligatur um dieselbe angelegt, welche sofort zugebunden wurde. Ferner wurden mittels Ligaturen alle kleinen venösen Ästchen unterbunden, welche gewöhnlich in der

1) Czubalski, Asphyxie und Adrenalin. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27 Nr. 11 S. 580. 1913.

2) Tscheboksareff, Pflüger's Arch. Bd. 137 S. 63. 1911.

Zahl von drei bis vier in die auf diese Weise isolierte Partie der V. lumbalis münden.

Bindet man jetzt auch die erste Ligatur zu, die zwischen der Nebenniere und der unteren Hohlvene angelegt war, so erhalten wir dadurch einen von allen Seiten isolierten Abschnitt der V. lumbalis, zu welchen nur das der linken Nebenniere zufliessende Blut Eintritt hat. In diesen Abschnitt der V. lumbalis wurde eine ungefähr 20 ccm lange Glaskanüle eingeführt" (S. 63, 64). Noch eine Stelle führe ich an: „Falls das Blut in der Kanüle und der Vene koagulierte, wurde erstere mittels eines Drahtes gereinigt, die Entfernung des Blutkoagulums wurde auch mit Hilfe eines vorsichtigen Ausquetschens mit den Fingern aus der Lumbalvene erzielt" (S. 66).

Aus den angeführten Zitaten geht hervor, dass Tscheboksareff Adrenalinausscheidung allein als Ausdruck von mechanischer Beeinflussung der Nebenniere erhielt, nicht aber als nervöse Sekretion.

Zweifel, ob Tscheboksareff es mit Adrenalinsekretion zu tun hatte, erhebt auch Kahn (Pflüger's Arch. Bd. 140 S. 212. 1901). Hierbei sind die Worte, welche Kahn mit Rücksicht auf die Versuche zum Nachweise von Nerveneinflüssen auf die Adrenalinsekretion aussprach, anzuführen: „Vor allem haftet allen Methoden der nicht unbedenkliche Übelstand an, dass die zur Gewinnung des Blutes nötigen Manipulationen sehr umständlich sich gestalteten. So kam es meistens der Natur der Sache nach zu länger und kürzer dauernder Stauung des Blutes in den Organen (S. 212). Auch mussten die mit der Venenpräparation verknüpften Manipulationen unbedingt mit erheblicher Ziehung der Nebenniere verbunden sein, ein Umstand, welcher keineswegs vernachlässigt werden darf. In den zentralen Partien des Nebennierenmarkes befinden sich nämlich sehr weite, ungemein dünnwandige venöse Gafässe, an deren Lumen die adrenalinführenden chromaffinen Zellen fast unmittelbar heranreichen. Die leiseste Kontinuitätstrennung der Venenwand wird den Übertritt adrenalinhaltigen Zellinhaltes in das Blut zur Folge haben, und dieser Umstand kann bei der enormen Wirksamkeit des Adrenalins leicht spezifische Wirkung des abströmenden Blutes bewirken." Es sind das Worte eines Forschers, welcher der Nebenniere viele Untersuchungen widmete. Sie fanden vollkommene Bestätigung in meinen Versuchen (Pflüger's Arch. Bd. 165 S. 565. 1916).

Ich erlaube mir hier anzufügen, dass Wiederholung der Versuche ohne Eliminierung der Irrtümer der früheren Autoren die Wahr-

scheinlichkeit des beobachteten Resultates nicht erhöht, sondern im Gegenteil vermindert. Es können also die Arbeiten von Elliott, Cannon, Anrep, Tscheboksareff, da sie mit dem Einflusse von Druck auf die Nebennieren nicht rechnen, nicht als Stütze für die Schlussfolgerung von Asher gelten, der ebenfalls die Möglichkeit der mechanischen Beeinflussung der Nebenniere nicht ausschloss. Hier ist an die Versuche über Glykosurie nach Zuckerstich, welche Kahn (Pflüger's Arch. Bd. 140 S. 209) geneigt ist, als zentral ausgelöst und auf dem Wege des Splanchnicus vermittelte Adrenalinsekretion des Markes anzusehen, zu erinnern. Die Grundlagen dieser Schlussfolgerung sind folgende: 1. Fehlen der Glykosurie bei Zuckerstich nach Exstirpation der Nebennieren; 2. Verminderung des Adrenalins in der im Zusammenhange mit den Zentren belassenen Nebenniere ungefähr um die Hälfte. Es ist als sicher anzusehen, dass nach Entfernung der Nebenniere der Zuckerstich keine Glykosurie mehr hervorruft. Doch kann die Adrenalinverminderung in der Nebenniere nicht als Beweis einer erhöhten Sekretion angesehen werden. Kahn schliesst auf die Adrenalinmenge aus der Höhe der Blutdrucksteigerung zum Beispiel von 1 cm einer bekannten Adrenalinlösung. Die Adrenalinmenge konnte gleich sein, aber seine Konzentration in jeder Nebenniere konnte verschieden sein, so dass die Adrenalinmenge in 1 ccm der Lösung aus einer Nebenniere verschieden sein konnte von der aus der anderen bei gleichem absoluten Adrenalingehalt in beiden. Unter diesen Bedingungen wird der Unterschied in der Wirkung um so geringer sein, je grössere Flüssigkeitsmengen sie zur Bereitung der Auszüge verwenden. Es ist eine Tatsache, dass die Nn. splanchnici Dilatatoren der Gefässe der Nebenniere sind. Deshalb wird die Blutmenge, also der Gehalt an flüssigen Bestandteilen, welche das Adrenalin verdünnen, in der mit den Zentren verbundenen Nebenniere grösser sein als in der anderen mit durchtrennten Nerven. Ferner ist damit zu rechnen, dass bei stärkerer Durchblutung die Wirkung des Sauerstoffes auf die Marksubstanz viel energischer sein wird. Der Sauerstoff zerstört aber das Adrenalin. Ferner hätte gezeigt werden müssen, dass die Zuckermenge im Harn nach Zuckerstich der Zuckermenge entsprechen würde, die nach einer Adrenalindose auftritt, wie sie — schätzungsweise — von der mit den Zentren verbundenen Nebenniere ausgeht.

Ich kann nicht umhin, hier auch darauf hinzuweisen, dass die Versuche von Asher (Asher und Flack, Zeitschr. f. Biol.

Bd. 55 S. 83. 1911) zum Nachweise von Sekretionsnerven für die Schilddrüse ebensowenig überzeugend sind wie seine Versuche über die Sekretionsnerven des Adrenalins.

Wenn ich die Untersuchungen von Asher über die Schilddrüse hier erwähne, so geschieht das deshalb, weil der scheinbare Nachweis von Sekretion und Sekretionsnerven der Glandula thyreoidea mittelbar auch als Beweis für die Möglichkeit von Sekretionsnerven der Nebenniere dienen könnte. Diesen mittelbaren Beweis führt Asher zu Beginn seiner Arbeit an: „Nachdem ich zusammen mit Flack (Asher und Flack. Zeitschr. f. Biol. Bd. 55 S. 83. 1911) den Nachweis erbracht hatte, dass die Schilddrüse unter dem Einfluss von sekretorischen Nerven steht, erschien es geboten, auch andere Drüsen mit innerer Sekretion auf ihre etwaige Abhängigkeit von sekretorischen Nerven zu prüfen". (Zeitschr. f. Biol. Bd. 58 S. 274. 1912.)

Gleichfalls nicht überzeugend sind seine Untersuchungen (Eiger), welche den Nachweis der Gegenwart von Schilddrüsensekret im Blute bei Fütterung mit entsprechenden Präparaten zum Ziele haben (Deutsche Med. Wochenschr. 1916 Nr. 39, Sep.-Abd. S. 6, 7).

Ferner ist es schwer, keine Zweifel über die Folgerungen aus Eiger's Versuchen auszudrücken (Zentralbl. f. Physiol. 1917, Bd. 32, Nr. 2, S. 66). Dieser Autor ist im Besitz der inneren Sekrete, nicht mehr und nicht weniger als von folgenden Organen: Schilddrüse, Pankreas, Hoden, Leber, Milz, Muskeln, Gehirn, Plazenta usw. Die genaueren Resultate seiner Untersuchungen wird Eiger noch bringen. Über diese kann ich natürlich noch nichts aussagen. Doch kann ich nicht umhin, schon jetzt die Aufmerksamkeit auf den Gedanken zu lenken, der Eiger bei seinen Untersuchungen an überlebenden Organen in situ oder nach der Entfernung aus dem Körper bestimmte. Eiger spült die Organe in bekannter Weise mit solchen Flüssigkeiten, wie physiologische Salzlösung, Ringer-, Locke-, Thyrode-Lösung, mit künstlichem und natürlichem Serum durch und findet in den aus den Organen abfliessenden Lösungen die physiologischen Produkte der betreffenden Drüsen oder Organe. Es ist bemerkenswert, dass beinahe wörtlich denselben Gedanken Dozent Dr. Czubalski (Gazeta lekarska 1917. No. 1, p. 7, 8) in seiner Antrittsvorlesung[1]) ausspricht. Man muss nicht so sehr die

1) Czubalski teilt in seiner Antrittsvorlesung den Zuhörern folgende irrtümliche Nachrichten mit: 1. β-Imid. entspricht chemisch und pharmakologisch dem Ergotoxin von Dale, dem wirksamen Körper des Secale cornutum (S. 6);

Ingeniosität wie die Sicherheit dieser Autoren bewundern, mit der sie behaupten, dass ein mit Hilfe von NaCl ernährtes Organ komplizierte organische Sekretionsprodukte hervorbringen kann, die, falls sie existieren, nur auf Kosten der Blutbestandteile erzeugt werden können.

Offenbar stellt sich Eiger[1]) vor, dass die Zelle eine Art Magazin von Nährmaterial und die Durchströmungsflüssigkeit der Reiz ist, der ihre Tätigkeit auslöst. Natürlich können die Sekrete, wenn sie existieren, nur Kristalloide sein, denn sonst könnten sie nicht durch die Zellwände ins Blut treten. In den Versuchen von Eiger können in die Durchströmungsflüssigkeiten Salze, Zerfallsprodukte des Protoplasmas übergehen, unter denen sich stark wirkende Amine befinden können.

Die ganze Angelegenheit der inneren Sekretion überhaupt kann eine vollständige Umwälzung erfahren, und die Organe, die gegenwärtig als Drüsen von ausschliesslich innerer Sekretion aufgefasst werden, können ganz andere Funktionen haben. Für diese Auffassung erscheinen schon jetzt Beweise. Es genügt, die Versuche von O. Löwi anzuführen (Zentralbl. f. Physiol. Bd. 28 Nr. 12, S. 726. 1914), der das Blut von Fröschen einführte und eine hochgradige Verlangsamung der Herztätigkeit feststellte. Atropin hebt diese Verlangsamung auf, wie es auch die Herzhemmung des Frosches mit ausgeschnittenen Nebennieren behebt. Daraus folgt, dass im Blute von Fröschen, nach Exstirpation der Nebennieren, ein basischer Körper von den Eigenschaften des Muscarins auftritt.

Was die Frage betrifft, in welchem Zustande sich das Adrenalin in der Nebenniere befindet, so ist das nach meinem Erachten nicht in fertiger Form, sondern gebunden als labile Substanz, sehr möglich mit den Eiweisskörpern der Nebenniere. Aus dieser Verbindung löst sich das Adrenalin leicht los unter dem Einfluss: erstens zum Beispiel von grösserem CO_2-Gehalt, wie bei der Erstickung; zweitens bei Anämie der Nebenniere. Diese Möglichkeit der Loslösung von basischen Körpern mit starker Wirkung aus zusammengesetzten Eiweiss-

---

2. Edkins, Tweedy, Tomaszewski stellten sehr starke Magensaftsekretion nach intravenöser und sogar subkutaner Injektion der Magenextrakte fest. In Wirklichkeit ergibt intravenöse Injektion fast keine Sekretion, subkutane dagegen eine sehr starke.

1) Diese Methode hielt Eiger für notwendig, einem engeren Kreise von Forschern zu demonstrieren.

molekülen kommt vor, was aus folgenden Tatsachen folgt. Wenn wir ein frisches Organ, zum Beispiel das Pankreas, mit Wasser behandeln oder 0,9% NaCl, so kann man schon nach sehr kurzer Zeit darin die Gegenwart von stark wirkenden Körpern: Vasodilatin und Gastrin, nachweisen. Ersteres, in die Blutbahn injiziert, bewirkt eine kolossale Blutdrucksenkung nebst allen schon früher von mir beschriebenen Erscheinungen. Gastrin, eine hypothetische Substanz mit gewissen, bekannten chemischen Eigenschaften, bewirkt ohne andere Effekte eine reichliche Absonderung von Magensaft. Diese Körper können nicht in den Organen im fertigen Zustande vorhanden sein, da sie als gut im Wasser lösliche Substanzen, leicht durch tierische Membranen hindurchtreten und zweifellos im Blute kreisen würden, wo man sie leicht nachweisen könnte. Interessant ist, dass Gastrin und Vasodilatin zwar nicht mit β-Imid, dem Dekarbonisationsprodukte des Histidins identisch sind, aber doch mit ihm gemeinsame chemische und physiologische Eigenschaften aufweisen, welche erlauben, das Vasodilatin und Gastrin zu den Aminbasen zu zählen; und zwar bewirkt β-Imid bei subkutaner Injektion eine mächtige Absonderung von Magensaft[1]); 0,0032 erzeugen bei einem Hunde von 15 kg Gewicht die Sekretion von 502 ccm Magensaft mit normaler Azidität und normaler Verdauungskraft.

In einer Dosis von 0,0003 pro Kilo in die Blutbahn injiziert, senkt es den Blutdruck von 116 mm auf 20 mm Hg. Trotzdem ist Vasodilatin nicht mit β-Imid. identisch, da Pepton Witte, das ersteres enthält, keine Sekretion von Magensaft bewirkt.

Wahrscheinlich sind Vasodilatin und Gastrin Substanzen, die aus dem lebenden Eiweissmolekül durch einfachere chemische Prozesse gewonnen werden als β-Imid.

Gestützt auf die obigen Tatsachen könnte man die Vermutung aussprechen, dass unter gewissen anormalen Bedingungen (Erstickung, Anämie) in der Nebenniere Adrenalin entstehen kann, das auf dem Diffusionswege ins Blut übergeht. Hier ist noch die Arbeit von Trendelenburg hervorzuheben (Arch. f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 79 S. 154. 1915), der das Adrenalin als Stoffwechselprodukt ansieht und gleichzeitig betont, dass es kein Sekret, kein Hormon sei.

1) Vorgelegt der Akad. d. Wissensch. in Krakau am 11. Dezember 1916.

(Aus dem Institute für experimentelle Pharmakologie der Universität Lemberg.)

Über die chemischen Erreger der Magendrüsen [1]).

Erster Teil.

Der Einfluss von Organextrakten auf die Sekretion des Magensaftes.

Von

Privatdozent Dr. **Z. Tomaszewski,**
Assistent der medizinischen Klinik.

Die ersten Untersuchungen über den Einfluss der Organextrakte auf die sekretorische Tätigkeit der Magendrüsen sind im Jahre 1901 durch Popielski [2]) ausgeführt worden. Aus diesen im Jahre 1908 veröffentlichten Untersuchungen folgt, dass aus verschiedenen Organen bereitete Extrakte, nach subkutaner Einführung, eine sehr reichliche Sekretion des Magensaftes hervorrufen. Die Frage über die Wirkung der Organextrakte als solche blieb aber offen, weil in den erwähnten, in chronischer Form angestellten Untersuchungen von Popielski die Wirkung des psychischen Momentes auf die Sekretion nicht ausgeschaltet war. Eine besondere Bedeutung gewinnt die Frage über die Wirkung der Organextrakte auf die Sekretion des Magensaftes in Anbetracht der Untersuchungen von Edkins [3]), welcher als Anhänger der Hormonentheorie behauptet, dass allein die Extrakte aus der Pylorusschleimhaut, in die Blutbahn eingeführt, die Fähigkeit besitzen, die Sekretion des Magensaftes anzuregen. Diese Behauptung von Edkins steht jedoch im Widerspruch mit seinen eigenen Experimenten, welche zeigen, dass auch die Extrakte aus der Schleimhaut der Cardia dieselben Eigenschaften

1) Vorgelegt der Akademie der Wissenschaften in Krakau am 5. Juni 1916.

2) Popielski, Über physiol. Wirkung von Extrakten. Pflüger's Arch. Bd. 128 S. 191—221. 1909.

3) Edkins, Journ. of Physiol. vol. 34 p. 139 and 139. 1906.

besitzen wie die Extrakte aus dem Pylorus. Edkins hat seine Untersuchungen in akuter Form an Katzen angestellt; er beurteilt die Wirkung der Extrakte auf Grund der Tatsache, dass eine in den, vom Darme mittels am Pylorus und Cardia angelegten Ligaturen isolierten Magen eingeführte NaCl-Lösung nach der Einspritzung der Extrakte eine Steigerung der Azidität aufweist. Gleichzeitig gibt Edkins an, dass die Extrakte aus verschiedenen Teilen der Magenschleimhaut die Eigenschaft besitzen, den Blutdruck herabzusetzen. eine Eigenschaft, welche nach Untersuchungen von Popielski den Extrakten aus allen Organen des Körpers gemein ist. Eines der Symptome der Wirkung der Extrakte, welches hauptsächlich vom Blutdruck abhängig ist, ist die Sekretion des Magensaftes. Mit Rücksicht aber auf die speziellen anatomischen Eigenschaften der Pepsindrüsen des Magens verursachen die Extrakte, welche den Blutdruck stark herabsetzen, entweder keine oder nur sehr geringfügige Sekretion des Magensaftes. Nach den Untersuchungen von Popielski beobachten wir auch dann keine Sekretion, wenn der Extrakt langsam eingeführt wurde und deswegen keine deutliche Blutdrucksenkung erfolgte. Nur solche Extrakte, nach deren Einführung eine mässige Blutdrucksenkung erfolgt und die Symptome der Allgemeinwirkung in milder Form auftreten, verursachen die Sekretion des Magensaftes.

Die Sekretion des Magensaftes nach intravenöser Einführung der Organextrakte trägt oft einen explosiven Charakter, dauert kurz, ca. 1 Minute, ist unbedeutend und abhängig vom Grade der Blutdrucksenkung. Im Gegenteil dazu dauert die Sekretion nach subkutaner Einführung des Extraktes über eine Stunde und ist überhaupt sehr reichlich, wie es die Untersuchungen von Popielski schon im Jahre 1901 festgestellt haben. Der Charakter der Sekretion in diesen beiden Fällen ist demnach so verschieden, dass schon dieser einzige Umstand auf die in beiden Fällen verschiedene Ursache der Sekretion hinweist.

Ich führe kurz auch die Ergebnisse anderer Autoren an. Emsmann[1]) hat nun durch Untersuchungen an Hunden mit Heidenhain'schem Magen gezeigt, dass die HCl-Extrakte aus fast allen Organen, subkutan eingeführt, die Magensaftabsonderung hervor-

1) Emsmann, Über hämatogene Erregung von Magensekretion durch salzsaure Extrakte der grossen drüsigen Organe des Körpers und des Darminhaltes. Intern. Beitr. z. Pathol. u. Ther. d. Ernährungsstörungen Bd. 3 S. 117.

rufen. Der aktive Körper befindet sich in den Organen nicht im fertigen Zustande; er entsteht vielmehr aus der Muttersubstanz erst beim Extrahieren mit Salzsäure.

Ehrmann[1]) hat an Hunden mit dem Bickel'schen Magen nachgewiesen, dass die Extrakte aus der Mucosa von Pylorus, Fundus und Duodenum, subkutan eingeführt, eine kurz dauernde Magensaftsekretion bewirken. B. E. Maydell[2]) gelangt auf Grund seiner an Hunden mit Magenfistel und Ösophagotomie durchgeführten Untersuchungen zu der Schlussfolgerung, dass die subkutane Injektion von keinen anderen, sondern nur von Pylorusextrakten die Sekretion von Magensaft hervorruft, dass also Edkins, der nach Einführung von Pylorus- und Kardiaextrakten ins Blut in akuten Experimenten Magensaftsekretion erhielt, recht hat.

R. W. Keeton und F. C. Koch[3]) haben nachgewiesen, dass der im 95—98 %igen Äthylalkohol lösliche Teil des festen Rückstandes der Organextrakte Gastrin enthält, einen Körper, welcher nach intramuskulöser Injektion in Dosen von 1 ccm (entsprechend vier bis fünf g. frischen Gewebes) eine 1—1½ Stunden dauernde Magensaftsekretion bewirkt.

In die Vene eingeführt, setzt dieser Körper den Blutdruck herab. Gastrin ist in der Schleimhaut des Magens gleichmässig verteilt. In kleinen Mengen befindet sich Gastrin auch im Ösophagus und Duodenum. Dagegen ist dieser Körper in der Bauchspeicheldrüse, den Speicheldrüsen und den Muskeln nicht vorhanden.

Die Wirkung der Extrakte auf die Magendrüsen musste also einer eingehenden Untersuchung unterzogen werden, um den Mechanismus der noch von Popielski beobachteten reichlichen Sekretion festzustellen, sich zu überzeugen, ob die Wirkung der subkutan eingeführten Extrakte eine spezifische ist, und um die chemischen Eigenschaften des wirksamen Körpers der Extrakte zu bestimmen.

---

1) Ehrmann, Physiologische und klinische Untersuchungen über die Magensaftsekretion. Intern. Beitr. z. Pathol. u. Ther. d. Ernährungsstörungen Bd. 3 S. 383.

2) B. E. Maydell, Zur Frage des Magensekretins. Pflüger's Arch. Bd. 150 S. 390—404. 1913. — L. Popielski, Zur Frage des Magensekretins. Pflüger's Arch. Bd. 152 S. 168—170. 1913.

3) R. W. Keeton und F. C. Koch (Albany Med. Coll.), On the distribution of gastin in the body. Americ. Journ. of Physiol. vol 37 p. 481—504 (Juni 1915). Ref. Zentralbl. f. Biochemie u. Biophysik Bd. 18 S. 748 Nr. 2423. 1916.

Diesen Untersuchungen ist die vorliegende, in den Jahren 1912 bis 1914 an fünf Hunden in chronischer Form ausgeführte Arbeit gewidmet.

Methodik.

Eine entsprechende Methodik, deren Hauptziel die Gewinnung eines reinen, durch Galle, Darm- und Pankreassaft nicht verunreinigten Magensaftes ist, hat eine entscheidende Bedeutung für die Ergebnisse der Experimente über die sekretorische Tätigkeit des Magens. Diese Aufgabe kann auf zweierlei Art gelöst werden, und zwar entweder durch die Anlegung des „kleinen Magens" nach Pawlow oder nach Heidenhain — oder durch die Methode der Fisteln.

Die Pawlow'sche Methode ist deswegen besser als die Heidenhain'sche, weil die Innervation des „kleinen Magens" besser erhalten bleibt. Bei der Heidenhain'schen Methode werden alle Schichten der Magenwand, also auch die darin verlaufenden Nerven, vollkommen durchtrennt. Die Experimente am „kleinen Magen" haben aber diesen Nachteil, dass sie nur an einem kleinen Teil des Magens vorgenommen werden, welcher auch bei der Pawlow'schen Methode einer beträchtlichen Anzahl von Nerven beraubt ist. Geringe Mengen des sezernierten Magensaftes bieten keine Möglichkeit, die Schwankungen der Sekretion genau zu verfolgen. Auch das Technische des Eingriffes allein ist bei dieser Methode sehr schwierig.

Viel besser ist angesichts dieser Tatsachen die Methode der Gewinnung eines reinen, mit Darmsaft nicht verunreinigten Magensaftes mittels Anlegung einer Magen- und gleichzeitig einer Duodenalfistel. Durch die unweit des Pylorus angelegte Duodenalfistel wird in der Richtung gegen den Pylorus ein harter, mit einem Gummiballon armierter Katheter eingeführt; nach Aufblähung des Gummiballons ist der Durchgang vom Magen zum Darm vollständig abgesperrt, der Darminhalt kann also in den Magen nicht zurückfliessen.

Die Anlegung der Magenfistel gelingt immer mit Leichtigkeit, die Ausführung der Duodenalfistel bietet jedoch gewisse Schwierigkeiten, welche, falls nicht bestimmte Vorschriften beobachtet werden, das Misslingen der Operation zur Folge haben können, und zwar entweder stirbt das Tier infolge von Bauchfellentzündung, oder bei fehlerhafter Ausführung der Fistel gelangt der Darminhalt neben der Fistel nach aussen, was eine unerwünschte Komplikation darstellt.

Deswegen muss bei der Anlegung der Duodenalfistel in der Weise vorgegangen werden, dass nach dem Einnähen des einen Fistelrohrendes in den Darm das andere in der Weise nach aussen geführt werden muss, dass das Fistelrohr durch die Bauchdecken fest umschlossen wird.

Pawlow operiert in der Weise, dass er an der gewählten Stelle der Haut ein Troikart in die Bauchhöhle einsticht, seine Spitze in das freie Ende des Fistelrohres hineinschraubt und durch starken Zug am Troikart das Fistelrohr nach aussen führt. Im Laboratorium von Popielski wird das Hinausleiten des Fistelrohres auf eine viel einfachere Weise bewerkstelligt. In das freie Ende des Fistelrohres wird eine ca. 4 cm lange Stahlspitze in Gestalt eines Kegels oder zweischneidigen Messers eingeschraubt; am Ende dieser Spitze befindet sich ein kleines Loch. An der gewählten Stelle der Haut werden die Bauchdecken mit einem Messer durchstochen, an diesem entlang eine Kornzange in die Bauchhöhle eingeführt, mit ihr der durch das Loch an der messerartigen Spitze durchgeführte Faden erfasst und auf diese Weise die Spitze nach aussen geleitet.

An Stelle des Bindfadens wird jetzt in das Loch ein biegsamer Draht eingeführt und durch starken Zug an diesem die Fistel nach aussen gebracht. Die Bauchdecken umklammern jetzt fest das Fistelrohr. Das Anlegen von Nähten, welche die Darmschlinge halten sollen, ist überflüssig; es genügt, unterhalb des nach der Entfernung der Spitze am äusseren Ende des Fistelrohres angeschraubten Ringes dieses mit einem Gazestückchen zu umwickeln, was eine Senkung der Fistel in der Richtung der Bauchhöhle verhindert. Um die bessere Verlötung des Duodenum mit dem Peritoneum zu erreichen und sich vor der Peritonitis infolge eines möglichen Zerreissens des Darmes durch den unteren Fistelring zu sichern, soll die Fistel beim Hinausleiten durch das Omentum durchgeführt werden, welches auf diese Weise den Darm umschliesst und gegen die eventuellen verderblichen Folgen des Zerreissens seiner Wand sichert. Die gewöhnlichen Fistelröhren haben $2^1/_2$ cm Lumen und sind 4 cm lang. Bei entsprechend gewähltem Rohre und peinlicher Aseptik gelingt die Operation ohne weiteres, so dass bereits nach 14 Tagen das Tier zu einem Versuche benutzt werden kann; es ist am zweckmässigsten, beide Fisteln gleichzeitig anzulegen. Am ersten Tage nach der Operation bekommen die Tiere nur Wasser, am zweiten Milch, am dritten Milch mit Brot; nach einer Woche können sie

schon mit gewöhnlicher Kost gefüttert werden, welche im Laboratorium von Popielski aus Fleisch, Brot, Polenta oder Reis in genügender Menge besteht, so dass die Hunde an Gewicht zunehmen. Nach Verlauf von 16—20 Tagen, wenn das Gewicht des Hundes auf einer gewissen Höhe gleich bleibt und das Tier vollkommen wohl ist, beginnen die Experimente.

Es war sehr wichtig, die Experimente am Tiere unter möglichst normalen Verhältnissen, d. h. anfangs ohne Durchschneidung der Nn. vagi auszuführen. Um aber die psychischen Einflüsse auf die Sekretion des Magensaftes möglichst auszuschalten, sind die Tiere stets in folgender Weise vorbereitet worden: Die Fütterung der Versuchstiere besorgte immer ein und derselbe Laboratoriumsgehilfe, stets zu der Zeit, wo gewöhnlich das Experiment beendet wurde. Der Versuch wurde immer in einem weit vom gemeinsamen Hundestall entfernten Zimmer des Laboratoriums ausgeführt, und der Gehilfe, welcher die Fütterung des Versuchstieres besorgte, durfte diese Abteilung des Laboratoriums, wo der Versuch im Gange war, bis zu dessen Abschluss nicht betreten. Die Experimente wurden immer früh morgens angefangen, um die Zeit, wo im Laboratorium verhältnismässig am meisten Ruhe herrschte und der Verkehr nicht sehr rege war (kein Läuten der elektrischen Klingel, kein Türaufmachen), für das Experiment auszunützen. Auf diese Weise trachtete ich bei meinen Versuchen, die Einwirkung des psychischen Momentes auf die Sekretion fernzuhalten. Die letzte Fütterung am Vortage des Versuches geschah um 6 Uhr abends, wobei dem Tiere nur eine kleine Menge von Reis und Milch gereicht wurde; Wasser trinken konnte das Tier soviel es wollte. Vor dem Versuche wurde der Hund gewogen und sofort an einen Ständer, welcher in seiner einfachsten Form die Gestalt eines mit den Füssen nach oben gekehrten Tisches hat, stehend angeschnallt, und zwar mittels Handtücher, welche unter jedem Bein durchgeführt waren. Die Durchführung der Handtücher unter den Bauch soll vermieden werden, weil die mechanische Kompression der Bauchdecken auf den Verlauf des Versuches einen unerwünschten Einfluss ausüben kann. Nach Öffnung der Magenfistel wurde der Mageninhalt, falls sich noch solcher darin befand, entfernt und der Magen mit warmem Wasser mittels eines Gummidrains so lange durchgespült, bis das abfliessende Wasser vollkommen klar blieb. Jetzt wurde in die Duodenalfistel in der Richtung gegen den Pylorus ein mit einem Gummiballon ver-

sehener harter Katheter, welcher durch den das Fistelrohr dicht abschliessenden Kork durchgeführt war, hineingeschoben. Es muss bemerkt werden, dass während der Operation der Anlegung der Duodenalfistel immer ausgemessen wurde, wie weit sich der Pylorus von der Fistel befindet, was deswegen nötig war, um beim Abschliessen des Darmlumens mit dem Gummiballon den Katheter entsprechend weit vorzuschieben und nicht in den Magen zu gelangen, wodurch die Abschliessung des Darmes illusorisch würde. Der Magensaft wurde durch ein Glasrohr gesammelt, welches in dem Korke steckte, der die immer am Fundus angelegte und durch die Linea alba hinausgeführte Magenfistel abschloss. Falls innerhalb $^3/_4$ bis 1 Stunde sich aus der Fistel gar keine Flüssigkeit oder nur ein schwach alkalischer Saft tropfenweise entleerte, wurde in der Lumbalgegend rechts oder links dieser oder jener untersuchte Organextrakt subkutan eingespritzt. Um bei der Einspritzung das psychische Moment auszuschalten, haben wir einige Maassregeln, welche an entsprechenden Stellen erwähnt werden, angewandt.

Vorbereitung der Organextrakte.

Die Extrakte wurden aus verschiedenen Teilen des Magens vorbereitet, um endgültig die Frage zu entscheiden, ob sich in der Pylorusschleimhaut das spezifische „Gastric-Sekretin" von Edkins befindet. Später wurden auch aus dem Pankreas und aus dem Darme Extrakte hergestellt.

Zur Herstellung der Extrakte aus dem Magen benutzte ich Schweinemagen. Pars pylorica wurde von der Pars fundalis, welche sich von der ersteren ziemlich deutlich abgrenzt, getrennt. Um genügend sicher vorzugehen, habe ich den Schnitt durch den Pars fundalis, welche nach Edkins kein „Gastric-Sekretin" enthält, geführt und dann die Kardia abgeschnitten. Von jedem auf diese Weise abgetrennten Teile wurde die Schleimhaut vollständig abgeschabt, die Muscularis eines jeden Teiles separat in der Hackmaschine zerkleinert und dann sowohl die Schleimhaut als auch die Muscularis mit Wasser oder Salzsäure im Verhältnisse 1 : 2, 1 : 1 oder 1 : 0,5 extrahiert. Anfänglich, als die physikochemischen Eigenschaften des wirksamen Körpers der Extrakte mir noch nicht bekannt waren, habe ich das Aufkochen der Extrakte vermieden und, um sie vor Fäulnis zu schützen, nur in vakuo aufbewahrt. Als es sich aber zeigte, dass in der Temperatur des kochenden Wassers ihre physio-

logischen Eigenschaften nicht verändert werden, habe ich die fertigen Extrakte nach jedem Versuche im Koch'schen Apparate während einer ½ Stunde sterilisiert. Ich bemerke hier, dass die mit Wasser hergestellten Extrakte, besonders die aus den Schleimhäuten, sehr langsam filtrieren; das Filtrieren im Vakuo beschleunigt das Durchgehen der Flüssigkeit durch das Filter nicht, und man musste, um den Vorgang möglichst zu beschleunigen, das Filter öfters wechseln. Da es sich gezeigt hat, dass die mit HCl hergestellten Extrakte in ihrer Wirkung sich in nichts von Wasserextrakten unterscheiden, habe ich später alle Extrakte mit 0,36% HCl hergestellt; diese Extrakte lassen sich nach dem Aufkochen sehr gut filtrieren. In jedem zu den Versuchen verwendeten Extrakte sind die organischen und anorganischen Bestandteile quantitativ bestimmt worden; nach dem Abdampfen der Flüssigkeit im Wasserbade wurde der Rückstand bei 105° C. bis zum konstanten Gewicht getrocknet.

Im ganzen wurden über 60 Experimente ausgeführt, deren Ergebnisse ich nun folgen lasse.

Die Untersuchungen über den Mechanismus der Magensaftsekretion.

Es war die erste Aufgabe zu entscheiden, auf welche Weise Extrakte aus verschiedenen Organen die Sekretion des Magensaftes beeinflussen, und, falls wirklich die Sekretion erfolgt, nachzuweisen, auf welche Teile des sekretorischen Apparates die Extrakte wirken.

Versuch I. 22. November 1913.

Hund „Czarny", Gewicht 11 kg, mit Magen- und Duodenalfistel; Duodenalfistel ist am 2. Oktober 1913 angelegt worden. Der Magen wurde in oben schon beschriebener Weise durchgespült, das Duodenum mittels Gummiballons abgesperrt.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
„ 8h 20′ gesammelt 2,0 ccm Saft
„ 8h 35′ „ 2,0 „ „
„ 8h 45′ „ 0,5 „ „
„ 8h 50′ „ 0,0 „ „ subkutane Einspritzung von 20 ccm eines mit 0,36% HCl hergestellten Fundusextraktes (1 : 0,5) mit 1,33% organischer Bestandteile
„ 8h 55′ gesammelt 0,4 ccm Magensaft. Das Tier ist ruhig, beleckt sich
„ 9h 00′ „ 0,2 „ „
„ 9h 03′ bis 9h 04′ die Sekretion wird stärker
„ 9h 05′ gesammelt 1,0 „
„ 9h 10′ „ 5,4 „

Um	9h 15′	gesammelt	6,5 ccm
„	9h 20′	„	10,0 „
„	9h 25′	„	8,0 „
„	9h 30′	„	8,0 „
„	9h 35′	„	9,5 „
„	9h 40′	„	6,5 „
„	9h 45′	„	6,0 „
„	9h 50′	„	4,0 „
„	9h 55′	„	2,5 „
„	10h 00′	„	1,5 „
„	10h 05′	„	1,2 „
„	10h 10′	„	0,8 „

Die Sekretion des Magensaftes hat 13—14 Min. nach Einführung des Extraktes angefangen und dauerte 1 Stunde 10 Min. (von 9h bis 10h 10′). In dieser Zeit sind 71 ccm Magensaft gesammelt worden. Das Maximum der Sekretion fällt auf 25. Min. nach der Einspritzung des Extraktes und erreicht in 5 Min. 10 ccm. Diese gesteigerte Sekretion dauerte 20 Min. und verringerte sich dann allmählich bis auf 0,8 ccm in 5 Min; hier wurde der Versuch abgeschlossen. Während des Versuches hat man keine Symptome einer Allgemeinwirkung beobachten können.

Der nun folgende Versuch veranschaulicht den Verlauf der Sekretion unter dem Einfluss des Extraktes aus der Pylorusschleimhaut.

Versuch II. 27. November 1913.

Derselbe Hund „Czarny“ wie im Versuche I. Gewicht 11 kg.

7h Anfang des Versuches. Bis 9h 40′ beträgt die je 5 Minuten notierte Sekretion von 0,0—0,1—0,5 ccm. Subkutane Einspritzung (in die rechte Lumbalgegend) eines mit 0,36 % HCl in der Verdünnung 1 : 1 hergestellten, genau neutralisierten Extraktes aus der Pylorusschleimhaut. Der Extrakt enthält:

1,07 % feste Bestandteile,
0,77 % organische Bestandteile,
0,30 % anorganische „

9h 45′	0,5	ccm		
9h 50′	0,5	„		
9h 55′	die Sekretion des Magensaftes beginnt			
10h 00′	2,5	ccm	Magensaft in	10 Minuten
10h 05′	3,5	„	„ „	5 „
10h 10′	5,0	„	„ „	5 „
10h 15′	3,0	„	„ „	5 „
10h 20′	2,5	„	„ „	5 „
10h 25′	2,0	„	„ „	5 „
10h 30′	2,0	„	„ „	5 „
10h 35′	1,5	„	„ „	5 „
10h 40′	1,0	„	„ „	5 „
10h 45′	0,2	„	„ „	5 „

Die Sekretion hat um 9h 55′, also 15 Min. nach der Einführung des Extraktes angefangen. Das Maximum der Sekretion wurde nach 25 Min. beobachtet, wobei in 5 Min. 5 ccm ausgeschieden wurden. Die Sekretion dauerte von 9h 55′ bis 10h 40′, also im ganzen 45 Min.; die Gesamtmenge des sezernierten Saftes betrug 22 ccm. Es scheint mir wichtig, schon hier darauf hinzuweisen, dass in dem Pylorusextrakt 0,77% organischer Bestandteile, d. h. beinahe zweimal weniger als in dem Fundusextrakt (1,33%) des ersten Versuches, enthalten waren. Gemäss der kleineren Quantität der organischen Bestandteile war auch die Sekretion viel geringer (ca. viermal) und dauerte auch kürzere Zeit (zweimal). Falls das psychische, mit der subkutanen Einspritzung der Extrakte zusammenhängende Moment eine ausschlaggebende Rolle spielen würde, müsste in beiden Versuchen die Sekretion gleich bleiben, was aber nicht der Fall war. Die psychische Sekretion fängt spätestens 5 Min. nach dem Eingriffe an, während in unseren Versuchen die Sekretion erst 14—15 Min. nach Einspritzung der Extrakte sich einstellte.

Die Sekretion des Magensaftes wird auch durch einen Darmextrakt angeregt, wie es der folgende Versuch III veranschaulicht.

Versuch III. 16. Dezember 1913.

Hund „Czarny“. Gewicht 11,70 kg. Vorbereitet wie gewöhnlich.

Um 8h Anfang der Beobachtung. Keine Sekretion; Reaktion der Magenschleimhaut alkalisch.

Um 9h 17′ subkutane Einspritzung (rechte Lumbalgegend) von 3,5 ccm eines konzentrierten Darmextraktes von folgender Zusammensetzung:

feste Bestandteile . . .	7,51%,
organische Bestandteile .	5,34%,
anorganische „ .	2,17%.

Um 9h 27′ wurde saure Reaktion der Magenschleimhaut mit Lackmuspapier festgestellt

„ 9h 30′ 0,7 ccm Magensaft; Anfang der Sekretion
„ 9h 35′ 4,3 „ „
„ 9h 40′ 6,0 „ „
„ 9h 45′ 7,5 „ „
„ 9h 50′ 8,5 „ „
„ 9h 55′ 7,5 „ „
„ 10h 00′ 5,5 „ „
„ 10h 05′ 5,5 „ „
„ 10h 10′ 4,0 „ „
„ 10h 15′ 3,5 „ „
„ 10h 20′ 3,0 „ „
„ 10h 25′ 2,0 „ „
„ 10h 30′ 1,5 „ „
„ 10h 35′ 1,5 „ „
„ 10h 40′ 2,0 „ „
„ 10h 45′ 1,5 „ „

Um 10^h 50′ 1,3 ccm Magensaft
„ 10^h 55′ 0,7 „ „
„ 11^h 00′ 0.5 „ „

Da bei diesem Versuche die Reaktion anfangs alkalisch war, kann durch das Erscheinen einer sauren Reaktion an der Oberfläche der Magenschleimhaut der Zeitpunkt des Beginnens der Sekretion ganz genau bestimmt werden. Die Sekretion hat 10 Min. nach der Einführung des Extraktes begonnen; die ersten Tropfen des Magensaftes erscheinen auch hier in Übereinstimmung mit den vorigen Versuchen nach 13 Min. Das Maximum der Sekretion fällt auf die 23. Min. Die Phase gesteigerter Sekretion (5,5 ccm bis 8,5 ccm in 5 Min.) dauert 25 Min. Die Gesamtdauer der Sekretion beträgt 1 Stunde 28 Min. (von 9^h 27′ bis 10^h 55′), und in dieser Zeit sind 66,5 ccm Magensaft sezerniert worden; auf 1 kg Gewicht des Tieres und auf 1 ccm des eingespritzten Extraktes entfällt somit 1,63 ccm.

Die Ausschaltung des psychischen Momentes auf eine absolut sichere Weise kann nur durch das Durchschneiden der Nn. vagi erreicht werden. Die Durchschneidung dieser Nerven am Halse ist in operativer Hinsicht ein sehr leichter, für das Tier aber ein sehr folgenschwerer Eingriff. Ich habe eine andere, operativ viel schwierigere, aber für das Tier in ihren Folgen nicht so verderbliche Methode wie die am Halse gewählt. Ich habe nämlich gleichzeitig beide Nn. vagi in der Brusthöhle[1]) durchschnitten, wodurch die Pulmonalkomplikationen, welchen die Tiere meistens erliegen, vermieden wurden. Die Schwierigkeit bei der Ausführung dieser Operation beruht darauf, dass die Hunde nach Öffnung der Brusthöhle, wenn auch nur auf der einen Seite, nicht atmen können und ersticken. Beim Menschen besteht diese Schwierigkeit nicht, und die Brusthöhle kann ohne Gefahr auf der einen Seite geöffnet werden. Um der Erstickungsgefahr beim Tiere vorzubeugen, habe ich während der Operation künstliche Atmung angewandt, welche in ihrer einfachsten, im Laboratorium von Popielski gebräuchlichen Form in der Weise ausgeführt wird, dass durch einen in die Trachea eingeführten Katheter die Luft direkt in die Lunge eingeblasen wird, was der mit der Chloroformierung des Tieres betraute Laboratoriumsgehilfe besorgt.

Die Operation gestaltet sich in folgender Weise: Dem Hunde wird subkutan Morphium, 1/3 ccm einer 1%igen Lösung auf 1 kg Gewicht, eingespritzt. Unter der Kontrolle des Auges wird in die

1) Adelhef und Mering, Kongress für innere Medizin 1899 S. 333. — Rubaschew, Intern. Beitr. f. Pathol. d. Ernährungsstörungen Bd. 3 S. 462. 1911.

Trachea ein weicher Katheter eingeführt. Das Tier wird tief, d. h. bis zum Verschwinden des Kornealreflexes, chloroformiert und in diesem Zustande wird die Narkose ca. 10 Minuten unterhalten. Entlang der Linea axillaris in der Gegend der neunten Rippe wird ein 6—8 cm langer Hautschnitt ausgeführt; auf die neunte Rippe werden zwei 5 cm voneinander entfernte Ligaturen angelegt, welche den Zweck haben, die Blutung bei der nächstfolgenden Resektion der Rippe zu verhindern. Die Resektion wird erst in tiefer Narkose nach Verschwinden der Cornealreflexe schnell ausgeführt, wobei 4 cm Rippe entfernt werden; in dem Momente beginnt der Gehilfe Luft in die Lunge einzublasen. Mit einer Kornzange wird nun der untere Teil des Ösophagus gefasst und gegen die Öffnung des Brustkorbes gezogen; nun sieht man die Nn. vagi ganz genau als zwei starke Stränge beiderseits entlang des Ösophagus verlaufen. Ohne Schwierigkeit werden beide Nerven nahe dem Zwerchfell durchschnitten. Ich habe gewöhnlich, anstatt die Nerven zu durchschneiden, von jedem ein Stückchen reseziert. Die Wunde in der Brusthöhle wird dann etagenweise genäht, also zuerst die Muskeln, dann die Haut; die ganze Operation dauert etwa 5 Minuten.

Nach der Vagotomie treten beim Hunde Störungen in der motorischen und sekretorischen Tätigkeit des Magens auf. Wenn aber die Nn. vagi sehr tief, dicht über dem Zwerchfell durchschnitten worden sind, gelingt es, die Störungen in der Innervation der Kardia zu vermeiden. Die Hunde erbrechen dann sehr selten und nur in den ersten 3—4 Tagen nach der Operation. Dieses Erbrechen kann aber manchmal einen so hohen Grad erreichen, dass die dadurch entkräfteten Tiere abmagern und an Erschöpfung zugrunde gehen; diese Zustände kommen aber sehr selten vor. Der Hund muss nach der Operation immer nur flüssige Nahrung bekommen; wenn man ihm Brot gibt, muss man auch grössere Mengen Wasser reichen, da das Brot, allein gefressen, ohne dass nachher Wasser getrunken wurde, unverdaut bleibt und im Magen faulen kann, was eine Entzündung der Magenschleimhaut, eine für den Hund immer sehr ernste Erkrankung, verursacht.

Um der Lungenentzündung vorzubeugen, habe ich bei manchen älteren Hunden eine Ösophagotomie ausgeführt und auf diese Weise der Aspiration des Mageninhaltes beim Erbrechen vorgebeugt. Diese Operation wurde auch zu dem Zwecke ausgeführt, um zu verhindern, dass der Speichel in den Magen gelangt; durch Speichelbeimengung

hätte der Magensaft verunreinigt werden können, und auch die quantitativen Ergebnisse der Versuche könnten störend beeinflusst werden. Wir haben aber später aufgehört, diese Operation auszuführen, da es sich gezeigt hat, dass die Ausscheidung des Speichels nach der Einführung eines Organextraktes beinahe gar nicht erfolgt oder nur in sehr spärlicher Menge und dann immer in den ersten 3—5 Minuten nach der Einspritzung; die Quantität des ausgeschiedenen Magensaftes, dessen Sekretion erst nach 13—15 Minuten beginnt, konnte dadurch nicht beeinflusst werden.

Die Schwierigkeiten, den Hund am Leben und in gutem Zustande zu erhalten, sind sehr gross; der Magen muss jeden Tag durchgespült und die stagnierenden Speisereste entfernt werden; ein ösophagotomierter Hund muss durch die Magenfistel zweimal täglich gefüttert werden. Diese Fütterungsart ist aber sehr langwierig, und deswegen haben wir, um dieses zu vermeiden, am Halse, an der Stelle der Ösophagusfistel ein Stück Wachsleinwand angeschnallt, so, dass der Hund nun allein imstande war, die ihm gereichte feste Nahrung: Brot, Polenta, Fleisch zu schlucken. Durch die Magenfistel wurde nur eine entsprechende Quantität von Flüssigkeit, Wasser, Milch oder Fleischbrühe eingegossen. Um die Fütterung des Hundes durch die Magenfistel zu vermeiden, haben wir auch versucht am Halsteile des Ösophagus anstatt der Ösophagotomie eine der Magenfistel ähnliche, aber kleinere Fistel anzulegen; nach 4 Tagen fiel aber das Fistelrohr gewöhnlich heraus. Das vollkommene Gelingen der Operation könnte man aber vielleicht erreichen bei Anwendung eines möglichst leichten Fistelrohres und derselben Methode der Hinausleitung der Fistel, wie es bei der Operation der Duodenalfistel beschrieben worden ist. Es wird dann nach Entfernung des die Fistel abschliessenden Korkes der Speichel während des Versuches nach aussen gelangen, und durch das Verschliessen der Fistel mit dem Korke wird die Leitungsfähigkeit des Ösophagus wieder hergestellt.

Jeder physiologische Eingriff muss die Merkmale der Sicherheit aufweisen können; deswegen musste man sich auch in unserem Falle nach der Durchschneidung der Nn. vagi überzeugen, ob die bezweckte Ausschaltung des psychischen Einflusses auf die Sekretion des Magensaftes in Wirklichkeit erreicht worden ist. Es war sehr leicht das zu beweisen, indem nach Öffnung der Magenfistel dem Hunde kleingeschnittene Fleischstückchen durch 10 Minuten gegeben wurden.

Dieses Fleisch fiel immer durch die Fistel nach aussen. Dieser Probe wurde ein jeder vagotomierter Hund unterzogen.

In beschriebener Weise wurden am 20. Februar 1914 dem Hunde „Czarny“ (demselben, an welchem der Versuch vom 16. Dezember 1913 angestellt wurde) beide Nn. vagi durchschnitten.

Versuch IV. 23. Februar 1914.

Hund „Czarny“. Gewicht 12 kg. Nn. vagi am 20. Februar 1914 durchschnitten. Bei der Scheinfütterung keine Sekretion.

Um 8h Anfang der Beobachtung
„ 8h 50′ ist die Reaktion der Magenschleimhaut alkalisch; es wurden nun 3 ccm desselben Darmextraktes, welcher im Versuche III benutzt wurde, in die rechte Lumbalgegend subkutan eingespritzt
„ 9h 00′ die Reaktion wird sauer
„ 9h 05′ 3,0 ccm
„ 9h 10′ 6,0 „
„ 9h 15′ 7,0 „
„ 9h 20′ 5,5 „
„ 9h 25′ 5,5 „
„ 9h 30′ 4,0 „
„ 9h 35′ 2,5 „
„ 9h 40′ 2,0 „
„ 9h 45′ 2,0 „
„ 9h 50′ 1,5 „
„ 9h 55′ 1,5 „
„ 10h 00′ 1,0 „
„ 10h 05′ 1,0 „
„ 10h 10′ 1,0 „
„ 10h 15′ 0,5 „
„ 16h 20′ 0,5 „

Die Sekretion hat 10 Min. nach Einspritzung des Extraktes angefangen und 1 Stunde 20 Min. lang gedauert (von 9h bis 10h 20′); in dieser Zeit wurden 58,5 ccm Magensaft ausgeschieden. Auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes entfällt 1,6 ccm, also ebensoviel wie im Versuche III, welcher bei noch intakten Nerven angestellt wurde.

An demselben Hunde wurde der Versuch mit demselben Darmextrakte wiederholt; die Sekretion, wie das der folgende Versuch V veranschaulicht, war ein wenig geringer.

Versuch V. 16. März 1914.

Hund „Czarny“. Gewicht 13 kg. Nn. vagi am 20. Februar 1914 durchschnitten. Der Hund erbricht nicht, hat guten Appetit.

Um 8h Anfang der Beobachtung
Bis 8h 30′ 2,5 ccm neutral reagierende Flüssigkeit
„ 8h 45′ 1,2 „ „ „ „

Bis 9h 00′ 0,3 ccm neutral reagierende Flüssigkeit. Es wurden nun subkutan 3 ccm desselben Extraktes, welcher in den Versuchen III und IV benutzt wurde, eingespritzt

„ 9h 10′ 0,0 „ Reaktion wird sauer
„ 9h 15′ 0,0 „
„ 9h 20′ 4,0 „
„ 9h 25′ 5,0 „
„ 9h 30′ 3,0 „
„ 9h 35′ 3,0 „
„ 9h 40′ 2,5 „
„ 9h 45′ 2,0 „
„ 9h 50′ 2,5 „
„ 9h 55′ 2.0 „
„ 10h 00′ 2,0 „
„ 10h 05′ 2,0 „
„ 10h 10′ 1,8 „
„ 10h 15′ 1,0 „
„ 10h 20′ 0,4 „
„ 10h 25′ 1,8 „
„ 10h 30′ 1,5 „
„ 10h 35′ 1,5 „
„ 10h 40′ 1,0 „
„ 10h 45′ 1,1 „
„ 10h 50′ 0.4 „
„ 10h 55′ 1,0 „
„ 11h 00′ 0,5 „

Die Sekretion hat 15 Min. nach Einführung des Extraktes angefangen und dauerte bis 10h 50′, d. h. 1 Stunde 35 Min. In dieser Zeit sind 38,5 ccm Magensaft ausgeschieden worden.

Im Folgenden werden noch einige Versuche an vagotomierten Hunden angeführt.

Versuch VI. 10. April 1913.

Gelber Hund „Myśliwy“. Gewicht 26 kg, mit Magen- und Duodenalfistel, Ösophagotomie und beiderseitiger intrathorakaler Vagotomie.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
„ 8h 15′ 0.0 ccm
„ 9h 00′ 0,0 „ Reaktion neutral
„ 9h 11′ 0,0 „ in die rechte Lumbalgegend werden subkutan 20 ccm eines mit 0,36% HCl aus der Pylorusschleimhaut im Verhältnis 1 : 0,5 hergestellten Extraktes eingespritzt

				Gesamt-Azidität	Freie HCl	Pepsin
„ 9h 25′	1,0	„	Magensaft	—	—	—
„ 9h 40′	27,0	„	„	110	100	60
„ 9h 55′	16,0	„	„	130	120	40
„ 10h 10′	4,2	„	„	102	95	—

		Gesamt-Azidität	Freie HCl	Pepsin
Um 10h 25′	2,0 ccm Magensaft	81	63	40
„ 10h 40′	1,4 „ „			
„ 10h 55′	0,8 „ „			

Die Sekretion hat 14 Min. nach Einführung des Extraktes angefangen und dauerte 1 Stunde 30 Min.; in dieser Zeit wurden 52,4 ccm Magensaft ausgeschieden. Wie die chemische Untersuchung zeigt, besitzt dieser Saft ausgesprochen peptische Eigenschaften.

Versuch VII. 19. Mai 1913.

Derselbe gelbe Hund „Myśliwy", an welchem der Versuch VI angestellt wurde. Gewicht 26 kg.

Um 8h 30′ Anfang der Beobachtung

		Gesamt-Azidität	Freie HCl (Kongo)
„ 9h 00′	0,5 ccm Magensaft	3	—
„ 9h 25′	0,4 „ „	3	—

subkutan werden nun 20 ccm desselben Pylorusschleimhautextraktes, welcher im Versuch VI verwendet wurde, eingespritzt.

		Gesamt-Azidität	Freie HCl (Kongo)
„ 9h 40′	3,5 ccm Magensaft	52	+
„ 9h 45′	25,0 „ „	108	+
„ 10h 10′	14,0 „ „	128	+
„ 10h 25′	5,5 „ „	96	+
„ 10h 40′	2,6 „ „	81	+
„ 10h 55′	1,5 „ „	83	+
„ 11h 10′	0,8 „ „	57	+

Anfang der Sekretion 15 Min. nach Einspritzung des Extraktes, Maximum nach 30 Min., Gesamtdauer 1 Stunde 30 Min. In dieser Zeit sind 52,9 ccm Magensaft, d. i. beinahe genau soviel wie im vorigen Versuche ausgeschieden. Die chemische Untersuchung ergibt, dass dieser Saft Eigenschaften eines normalen Magensaftes besitzt.

Einen ausgesprochenen Einfluss auf die Sekretion hat der subkutan eingeführte Extrakt auch aus der Fundusschleimhaut beim vagotomierten Hunde; diesen Einfluss illustriert das nun folgende Versuchsprotokoll.

Versuch VII a. 12. April 1913.

Derselbe gelbe Hund „Myśliwy", an welchem der Versuch VII angestellt wurde. Beiderseitige intrathorakale Vagotomie.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung

„ 8h 55′ aufgefangen 2,0 ccm einer schwach sauren Flüssigkeit; Reaktion auf freie HCl negativ. In die rechte Lumbalgegend werden subkutan 20 ccm eines Extraktes aus der Fundusschleimhaut, jedoch von einem anderen Magen stammend als der zum Versuch VII benutzte Pylorusextrakt, eingespritzt. Der Extrakt wurde im Verhältnis 1,0 : 0,5 vorbereitet

			Gesamt-Azidität	Freie HCl	Pepsin (Edestin-Methode)
Um	9h 10′	0,0 ccm Magensaft	—	—	—
„	9h 25′	19,0 „ „	95	85	62,5
„	9h 40′	24,0 „ „	130	120	—
„	9h 55′	13,0 „ „	130	120	22,0
„	10h 10′	12,0 „ „	120	110	—
„	10h 25′	8,0 „ „	120	110	—
„	10h 40′	4,5 „ „	100	80	—
„	10h 55′	1,8 „ „	75	60	—
„	11h 10′	1,5 „ „	64	41	62,5

Anfang der Sekretion 15 Min. nach Einführung des Extraktes, Dauer der Ausscheidung 1 Stunde 45 Min.; in dieser Zeit sind 82,5 ccm Magensaft ausgeschieden worden.

Versuch VIII. 5. Juli 1913.

Hund „Nerus“. Gewicht 13 kg, mit Magen- und Duodenalfistel. Am 1. Juli 1913 intrathorakale beiderseitige Vagotomie (aus beiden Nerven sind kleine Stücke reseziert worden).

Um 8h 10′ Anfang der Beobachtung

			Gesamt-Azidität	Freie HCl
„	8h 45′	1,5 ccm Magensaft	7	—
„	9h 15′	0,0 „ „	—	—
„	9h 20′	0,0 „ in die rechte Lumbalgegend werden 13 ccm eines aus der Fundusschleimhaut des Schweinemagens mit 0,36 % HCl im Verhältnis 1,0 : 0,5 (= 1,0 Schleimhaut auf 0,5 ccm HCl) vorbereiteten Extraktes subkutan eingespritzt		

		Magensaft		Gesamt-Azidität (R. sauer)	Freie HCl (Kongo +)	Pepsin
Um	9h 30′	1,0				
„	9h 34′.	Die Sekretion wird grösser	= 13,0 ccm	70	55	62,5
„	9h 38′	2,0				
„	9h 42′	7,0				
„	9h 45′	3,0				
„	9h 50′	5,0				
„	9h 55′	4,0	= 12,5 „	115	105	—
„	10h 00′	3,5				
„	10h 05′	3,0				
„	10h 10′	1,0	= 5,5 „	120	110	100,0
„	10h 15′	1,5				
„	10h 20′	0,5				
„	10h 25′	0,5	= 1,5 „	106	93	—
„	10h 30′	0,5				
„	10h 35′	0,7				
„	10h 40′	0,5	= 1,6 „	70	60	80,0
„	10h 45′	0,4				

Die Ausscheidung des Magensaftes hat 14 Min. nach Einführung des Extraktes angefangen und dauerte 1 Stunde 15 Min. Die in dieser Zeit sezernierte Gesamtmenge des Saftes beträgt 34,1 ccm. Das Maximum der Sekretion fällt auf die 20., das Maximum der Azidität auf die 44. Min. nach Einführung des Extraktes.

Wie der nächstfolgende Versuch beweist, beeinflusst auch der Extrakt aus der Muscularis die Magensaftsekretion in derselben Weise wie die Schleimhautextrakte.

Versuch IX. 9. Mai 1913.

Hund „Czarny". Gewicht 27 kg, mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 9 h 00′ Anfang der Beobachtung

			Gesamt-Azidität	Freie HCl	
„	9 h 10′	1,0 ccm Magensaft	—	—	
„	9 h 25′	2,0 „ „	—	—	
„	9 h 40′	2,0 „ „	—	—	
„	9 h 55′	2,0 „ „	—	—	
„	10 h 10′	1,0 „ „	—	—	in die rechte Lumbalgegend werden nun subkutan eingespritzt 20 ccm des Muscularisextraktes aus demselben Magen, dessen Pylorus zur Herstellung des Extraktes für den Versuch VII verwendet wurde.

Um 10 h 25′ 1 ccm Magensaft

			Gesamt-Azidität	Freie HCl	
„	10 h 40′	8,0 „ „	80	55	
„	10 h 55′	33.0 „ „	110	90	
„	11 h 10′	26,0 „ „	130	120	
„	11 h 25′	15,0 „ „	115	100	Herz
„	11 h 40′	16,0 „ „	115	100	
„	11 h 55′	9,0 „ „	110	95	
„	12 h 05′	3,5 „ „	75	55	
„	12 h 10′	0,5 „ „			

Die Sekretion fängt 15 Min. nach Einführung des Extraktes an und dauert 1 Stunde 45 Min. In dieser Zeit sind 112 ccm Magensaft ausgeschieden worden; es entfällt demnach auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes $^1/_5$ ccm, also soviel wie im Versuche VII unter dem Einfluss des Pylorusextraktes. Dieses Ergebnis ist nicht zufällig; es beweist, dass in dem IX. Versuche das psychische Moment nicht mitgespielt hat und zeigt, dass die Schleimhautextrakte aus dem Pylorus und Fundus, auf möglichst gleiche Weise hergestellt, qualitativ und quantitativ ganz dieselbe Wirkung haben.

Obwohl ich mein Augenmerk speziell auf die Sekretion des Magensaftes richtete, habe ich in manchen Versuchen auch die Gallensekretion beobachtet und zu diesem Zwecke die sonst immer geschlossene Duodenalfistel während des Versuches offen gelassen.

Versuch X. 11. April 1913.

Hund „Czarny". Gewicht 27 kg mit Magen- und Duodenalfistel. Nach Einführung des Gummiballons in das Duodenum blieb die Duodenalfistel offen.

Um 8 h 00′ Anfang der Beobachtung

„ 9 h 30′ die ganze Zeit bisher war die Reaktion neutral. Es wurden subkutan 20 ccm des Muscularisextraktes eingespritzt, welcher aus demselben Magen stammt, dessen Pylorus und Fundus zur Herstellung der Extrakte für die Versuche VII und IX benutzt wurden. Dieser Extrakt wurde mit 0,36 % HCl im Verhältnisse 1,0 : 0,5 vorbereitet

„ 9 h 42′ Anfang der Sekretion des Magensaftes. Gleichzeitig setzt aus der Duodenalfistel eine reichliche Sekretion der Galle ein; die Ausscheidung der Galle dauert während des ganzen Versuches fort und verringert sich gleichzeitig mit dem Nachlassen der Magensaftsekretion.

			Gesamt-Azidität	Freie HCl	Pepsin
Um	9 h 45′	6,5 ccm Magensaft	100	90	160
„	10 h 00′	45,0 „ „	135	120	—
„	10 h 15′	55,0 „ „	140	130	62
„	10 h 30′	28,0 „ „	145	135	—
„	10 h 45′	23,0 „ „	140	130	62
„	11 h 00′	20,0 „ „	75	60	—
„	11 h 15′	10,0 „ „	—	—	—
„	11 h 30′	2,0 „ „	35	15	—
„	11 h 45′	1,0 „ „	25	5	—

Der Anfang der Sekretion fällt auf die 12., das Maximum auf die 30. Min. nach Einführung des Extraktes. Die Ausscheidung dauert von 9 Uhr 42 Min. bis 11 Uhr 15 Min., d. i. beinahe $1^1/_2$ Stunden. In dieser Zeit wurden 197,5 ccm Magensaft aufgefangen, es entfallen somit auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes $^{36}/_{100}$ ccm. Dieser Versuch ergibt auch, dass gleichzeitig mit der Magensaftsekretion sich auch die Gallensekretion einstellt, und obwohl der Sekretionsvorgang einer genaueren Untersuchung nicht unterzogen wurde, verdient er erwähnt zu werden, da er auch bei anderen Versuchen beobachtet wurde.

Die Untersuchungen an vagotomierten Hunden ergeben, dass die Organextrakte peripher wirken; es war nun wichtig, den Angriffspunkt dieser Wirkung näher zu bestimmen. Die Wirkung der Extrakte könnte sich erstrecken: a) entweder auf die Endigungen der autonomen, sekretorischen, in den N. vagi verlaufenden Nerven, oder b) auf die Endigungen der sekretorischen, sympathischen Nerven, oder c) auf die Drüsenzellen allein.

Im Atropin besitzen wir ein Mittel, welches uns gestattet die Endigungen der autonomen Nerven, die durch das Atropin gelähmt

werden, auszuschalten. Die Versuche mit dem Atropin haben aber das Störende, dass das Tier nach der Einspritzung sehr aufgeregt ist, schreit, sich herumschleudert und sich vom Ständer loszureissen versucht. Das unruhige Verhalten des Tieres erschwert das Sammeln des Magensaftes sehr, so dass ein Teil immer auf diese Weise verlorengeht; deswegen sind auch die in Zahlen angegebenen Mengen des ausgeschiedenen Saftes in diesen Versuchen niedriger als in Wirklichkeit.

Für die Atropinversuche habe ich einen von Natur aus sehr ruhigen und geduldigen Hund gewählt.

Versuch XI. 30. Mai 1913.

Hund „Kudlaty I". Gewicht 18 kg, mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 9h 35′ subkutane Einführung (in die linke Lumbalgegend) von 1 ccm 1 %iger frisch vorbereiteter Lösung von Atropinum sulfuricum

„ 9h 40′ Pupillen erweitert, reagieren auf Licht

„ 9h 45′ maximale Erweiterung der Pupillen, keine Reaktion auf Licht; Nase trocken

„ 9h 50′ der Hund stark aufgeregt, wirft sich herum und schreit. In der rechten Lumbalgegend werden subkutan 20 ccm desselben Muscularisextraktes, welcher beim Versuche IX am Hunde „Czarny" benutzt wurde, eingespritzt

„ 10h 00′ keine Sekretion; der Hund aufgeregt

„ 10h 05′ Anfang der Sekretion

		Gesamt-Azidität	Freie HCl
„ 10h 10′	18 ccm Magensaft	115	105
„ 10h 15′	15 „ „	115	105
„ 10h 20′	5 „ „	115	105
„ 10h 25′	3 „ „	115	105
„ 10h 30′	2 „ „	?	?

der Hund schreit, bellt, schleudert sich fortwährend herum und atmet schwer. Der Versuch wurde daher abgebrochen und der Hund losgeschnallt. Ein Teil des Magensaftes ist verlorengegangen.

Der Anfang der Sekretion, welche 35 Min. beobachtet wurde, fällt auf die 15. Min. nach Einführung des Extraktes; in dieser Zeit wurden 43 ccm Magensaft gesammelt. Wenn wir berücksichtigen, dass erstens ein Teil des Magensaftes verlorengegangen ist und zweitens der Versuch früher als die Sekretion des Magensaftes aufhörte, abgeschlossen wurde, so kann ohne grossen Fehler die Quantität des nach Atropin ausgeschiedenen Magensaftes mit 50 ccm angenommen werden. Die Azidität dieses Saftes ist normal. Auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes entfallen $^5/_{36}$ ccm. Unter dem Einflusse desselben Muskularisextraktes im Versuche IX am Hunde „Czarny" habe ich bei der Umrechnung auf 1 kg Gewicht und 1 ccm Extrakt $^7/_{36}$ ccm, eine von der obigen sehr wenig abweichende Zahl erhalten. Aus diesem Versuche folgt, dass die Organextrakte auf die Endigungen der

autonomen Nerven keine Wirkung ausüben. Es könnte sich nun handeln, entweder um die Wirkung auf die Endigungen der sympathischen Nerven oder auf die Drüsenzellen allein. Die sympathische Innervation der Magendrüsen ist nicht bewiesen, obwohl sehr wahrscheinlich. Wenn wir in Erwägung ziehen, dass die Sekretion des Speichels und des Pankreassaftes infolge Reizung der sympathischen Nerven nur sehr unbedeutend ist, können wir in Anbetracht der reichlichen, unter dem Einflusse der Organextrakte erfolgenden Magensaftsekretion mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuten, dass die Extrakte nur auf die sekretorischen Zellen der Magendrüsen allein ihre Wirkung ausüben.

Es wäre nun noch die Frage zu streifen, ob der Einfluss der Organextrakte auf die Magendrüsen bei subkutaner Einführung die einzige Wirkung dieser Extrakte ist, oder ob sie noch eine andere entfalten können. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit kann man auf Grund des Versuches Nr. IX behaupten, dass die Extrakte die Gallensekretion in förderndem Sinne beeinflussen. Die allerdings sehr unbedeutende Sekretion des Speichels beobachtet man nur die ersten 5 Minuten nach der Einführung des Extraktes.

Ich habe auch Gelegenheit gehabt, den Einfluss des Extraktes auf die sekretorische Tätigkeit der Bauchspeicheldrüse zu beobachten. Zu dem diesbezüglichen Versuche wurde der Hund „Czarny", welchem anfangs nur die Magen- und Pankreasfistel (Mitte März 1913) angelegt worden sind, verwendet. Während der Sommerferien 1913 ist die Pankreasfistel zugewachsen, worauf man dem Hunde die Duodenalfistel anlegte, und ihn zu den oben beschriebenen Versuchen verwandte.

Versuch XII. 4. April 1913.

Hund „Czarny". Gewicht $10^1/_2$ kg, mit Magen- und Pankreasfistel (gleichzeitig angelegt am 15. März 1913).

Um $8^h\ 00'$ Anfang der Beobachtung

		Pankreassaft
„ $9^h\ 00'$	0,0 ccm Magensaft	0,8 ccm
„ $9^h\ 45'$	0,0 „ „	0,3 „
„ $10^h\ 00'$	0,0 „ „ (Reaktion schwach sauer)	0,1 „

In die linke Lumbalgegend wurden 12 ccm eines Pylorusschleimhautextraktes, welcher mit 0,36 % HCl im Verhältnisse 1 : 0,5 vorbereitet wurde, subkutan eingespritzt. Dieser Extrakt wurde nicht gekocht; nach der Neutralisierung mit Natr. bicarbon. und Filtrierung deutliche Opaleszenz.

„ $10^h\ 14'$ Anfang der Sekretion des Magensaftes

		Pankreassaft
„ $10^h\ 15'$	0.6 ccm Magensaft	0,1 ccm (Hund schläft)
„ $10^h\ 20'$	1,8 „ „	0,1 „

			Pankreassaft	
Um	10^h 30′	4,6 ccm Magensaft	0,1 ccm	
„	10^h 45′	7,0 „ „	0,0 „	(Hund ist ruhig)
„	11^h 00′	5,0 „ „	0,0 „	
„	11^h 15′	2,5 „ „	0,0 „	
„	11^h 30′	3,5 „ „	0,0 „	
„	11^h 45′	1,5 „ „	0,0 „	

Eine Sekretion des Pankreassaftes fand nicht statt, dagegen sind im Verlaufe von $1^1/_4$ Stunden $26^1/_2$ ccm Magensaft ausgeschieden worden.

Die Symptome der Allgemeinwirkung nach einer richtig ausgeführten subkutanen Injektion des Extraktes treten nicht auf.

Ausgesprochene Veränderungen des Blutdrucks treten, wie das Studziński durch seine Versuche mit Darmextrakten nachgewiesen hat, nach Einführung solcher Mengen, wie ich sie in meinen Versuchen gebrauchte, nicht auf; die Blutdrucksenkung ist nur sehr gering, kaum angedeutet.

Die Gerinnung des Blutes habe ich nicht untersucht. Die Wirkung intravenös eingeführter Extrakte aus verschiedenen Organen ist schon früher durch Popielski[1]) einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden. Es hat sich gezeigt, dass auf die intravenösen Einspritzungen eines jeden dieser Extrakte immer ein und derselbe komplizierte Symptomkomplex, welcher durch Popielski genau physiologisch analysiert worden ist, folgt.

In drei weiter unten angeführten Versuchen habe ich den Einfluss der intravenösen Einführung, insbesondere der Pylorus- und Fundusschleimhautextrakte, auf die Magendrüsen studiert.

Versuch XIII. 4. April 1913.

Fortsetzung des Versuches Nr. XII am Hunde „Czarny“. Um 12 Uhr 25 Min. wurde in die V. saphena eine Glaskanüle eingeführt und um 12 Uhr 30 Min. der Hund an den Ständer angeschnallt.

			Pankreassaft	
Um	12^h 30′	0,0 ccm Magensaft	0,0 ccm	
„	12^h $44^1/_2$′	0,0 „ „	0,0 „	in die V. saphena werden $5^1/_2$ ccm des Extraktes aus der Fundusschleimhaut (1 : 0,5) eingeführt
„	12^h 45′	der Hund wirft sich umher, Atmung beschleunigt		
„	12^h 46′ 50″	0,0 ccm Magensaft	1 Tropfen	des Pankreassaftes
„	12^h 47′	0,0 „ „	2 „	„ „
„	12^h 48′	0,0 „ „	5 „	„ „
„	12^h 49′	0,0 „ „	12 „	„ „

1) Popielski, l. c.

Um 12h 50′ 0,0 ccm Magensaft 9 Tropfen des Pankreassaftes
„ 12h 51′ 0,0 „ „ 4 „ „ „
„ 12h 52′ 0,0 „ „ 2 „ „ „
„ 12h 53′ 0,0 „ „ 3 „ „ „
„ 12h 54′ 0,0 „ „ 2 „ „ „
„ 12h 55′ 0,0 „ „ 1 „ „ „
„ 12h 57′ Anfang der Sekretion 1 „ „ „
„ 12h 58′ 1 „ „ „
„ 1h 00′ 1,0 ccm Magensaft 2 „ in 2 Minuten
„ 1h 05′ 0,2 „ „ 3 „ „ 5 „
„ 1h 15′ 0,3 „ „ 7 „ „ 10 „ In die V. saphena werden 5½ ccm des Extraktes aus der Pylorusschleimhaut eingeführt
„ 1h 15′ 30″ der Hund wirft sich umher, aber nicht stark
„ 1h 16′ 0,1 ccm Magensaft (Hund ruhig) 0 Tropfen
„ 1h 18′ — „ „ 0 „
„ 1h 18′ 30″ — „ „ 1 „
„ 1h 20′ 0,1 „ „ 0 „
„ 1h 21′ 0,1 „ „ 1 „
„ 1h 22′ 0,05 „ „ 0 „
„ 1h 24′ 0,05 „ „ 3 „
„ 1h 25′ 0,05 „ „ 1 „
„ 1h 30′ 0,1 „ „ 3 „ In die V. saphena werden 12 ccm desselben Extraktes aus der Pylorusschleimhaut, wie vorher eingeführt.
„ 1h 30′ 10″ der Hund wirft sich umher
„ 1h 30′ 20″ „ „ „ „ „
„ 1h 30′ 30″ Aufregung
„ 1h 31′ Hund ruhig
„ 1h 32′ 0,1 ccm Magensaft 0 ccm Pankreassaft
„ 1h 33′ 0,0 „ „ 2 Tropfen
„ 1h 34′ 0,1 „ „ 6 „
„ 1h 35′ 0,1 „ „ 4 „
„ 1h 36′ 0,1 „ „ 2 „
„ 1h 38′ 0,1 „ „ 1 „
„ 1h 45′ 0,4 „ „ 2 „

Nach der ersten Einführung erfolgt eine ziemlich reichliche Sekretion des Pankreassaftes in der Weise, wie es gewöhnlich nach der Einführung des Vasodilatins in die Blutbahn der Fall ist. Der Magensaft wurde eigentlich gar nicht abgesondert. Die ganz unbedeutende Menge der sauren Flüssigkeit, die 12 Min. nach Einführung des Extraktes zum Vorschein kam, konnte von der mechanischen Auspressung der in den Schleimhautfalten übrig gebliebenen Magensaftreste abhängig sein. Die Ursache dieser Auspressung sind gesteigerte Bewegungen der Magenwände bei plötzlich infolge Einführung des Extraktes in das Blut sich einstellender Blutdrucksenkung. Nach der zweiten Einführung sind schon Symptome der Immunisation aufgetreten, die Allgemeinwirkung ist sehr schwach und von kurzer Dauer; dementsprechend war die

Sekretion des Pankreassaftes kaum angedeutet, und auch die Magensaftsekretion war sehr geringfügig. Nach der dritten Einführung des Extraktes in $2^1/_2$ so grosser Menge war die Allgemeinwirkung deutlich und dementsprechend auch die Pankreassaftsekretion ausgiebiger; die Sekretion des Magensaftes erfolgte nicht.

Im folgenden Versuche habe ich den 0,77 % organischer Bestandteile enthaltenden Pylorusextrakt intravensös ganz langsam eingeführt, um die langsame Resorption subkutan eingeführter Flüssigkeiten möglichst nachzuahmen.

Versuch XIV. 20. November 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 17 kg. In die V. saphena wurde eine Glaskanüle eingeführt und der Hund am Ständer angeschnallt.

Um	9h 00′	Reaktion alkalisch	
„	9h 05′	0,0 ccm Magensaft	
„	9h 10′	0,0 „ „	Reaktion alkalisch
„	9h 12′		Es wird mit der Einführung von 20 ccm eines 0,77 % organischer Bestandteile enthaltenden Pylorusextraktes angefangen.
„	9h 14′		eingeführt 2 ccm
„	9h 15′		„ 4 „
„	9h 17′		„ 7 „
„	9h 19′		„ 14 „
„	9h 20′	2,0 „ „	ausgeschieden. Hund ein wenig unruhig. Die intravenöse Einführung von 20 ccm Extrakt beendet, dauerte also 9 Min.
„	9h 25′	1,5 „ „	
„	9h 30′	0,5 „ „	
„	9h 35′	1,5 „ „	mit Gallenbeimengung
„	9h 40′	0,5 „ „	

Aus der Magenfistel sind insgesamt 5 ccm mit Galle gemischter Flüssigkeit, die auf Lackmus sauer reagierte, ausgeschieden; eine genaue Aziditätsbestimmung wurde nicht vorgenommen. Da bei dem Versuchstiere die Ösophagotomie nicht ausgeführt wurde, war in der aus dem Magen ausgeschiedenen Flüssigkeit ausser Galle auch Speichel vorhanden; die Menge des Magensaftes war also mit Rücksicht darauf sicher nur sehr gering. Ähnlich wie im vorigen Versuche (XIII) wurde dieser Saft auch hier aus den Falten der Magenschleimhaut mechanisch ausgepresst. Dieselbe Menge desselben Pylorusextraktes wurde jetzt in die Vene rascher als vorher, also in $4^1/_4$ Min. eingeführt.

Um	9h 42′		Anfang der Einführung
„	9h 42¼′	0,0 ccm Magensaft.	Eingeführt 4 ccm in 30 Sek.
„	9h 43¼′	0,0 „ „	„ 4 „ „ 30 „
„	9h 44¼′	0,5 „ „	„ 4 „ „ 30 „
„	9h 45¼′	0,0 „ „	„ 4 „ „ 30 „
„	9h 46¼′	0,0 „ „	„ 4 „ „ 30 „
			die Einführung von 20 ccm Extrakt beendet

Um 9h 50′ 0,9 ccm Magensaft.
„ 9h 55′ 1,1 „ „
„ 10h 00′ 0,9 „ „
„ 10h 05′ 0,5 „ „

Im Verlaufe von 20 Min. sind 3,9 ccm Flüssigkeit aus dem Magen ausgeschieden worden; demgegenüber betrug die Menge des sezernierten Saftes nach der subkutanen Einspritzung des Extraktes 35 ccm.

In der Fortsetzung dieses Versuches wurde die intravenöse Einführung mit derselben Schnelligkeit ausgeführt, es wurde aber anstatt des Pylorusextraktes ein konzentrierter, 6,276 % organische Bestandteile enthaltender, oft zu den Versuchen verwendeter Darmextrakt zur Einspritzung gewählt.

Von 10h 17½′ bis 10h 18′ wurden in die Vene 4 ccm des konzentrierten Darmextraktes eingeführt.
Um 10h 18½′ Hund unruhig, beleckt sich; die Sekretion wird grösser.
„ 10h 20′ 2,5 ccm Magensaft mit Gallenbeimengung
„ 10h 25′ 1,0 „ „
„ 10h 30′ 1,5 „ „
„ 10h 35′ 1,0 „ „
„ 10h 40′ 1,4 „ „
„ 10h 45′ 1,1 „ „
„ 10h 50′ 0,5 „ „
„ 10h 55′ 0,5 „ „

Binnen 37 Min. wurden aus der Magenfistel 7 ccm einer saueren, mit Galle gemischten Flüssigkeit gesammelt. In dieser Flüssigkeit war zweifellos auch Speichel vorhanden, weil der Hund, wie während des Versuches beobachtet wurde, sich abschleckte; die Quantität des Magensaftes an und für sich dürfte also nur sehr gering gewesen sein.

Gleiche Menge desselben Extraktes wurde subkutan eingespritzt.

Um 10h 55′ subkutane Einspritzung (4,0 ccm) in die rechte Lumbalgegend
„ 11h 00′ 0,8 ccm Magensaft
„ 11h 05′ 1,5 „ „
„ 11h 08′ die Sekretion wird stärker
„ 11h 10′ 6,0 „ „
„ 11h 15′ 7,0 „ „
„ 11h 20′ 7,0 „ „
„ 11h 25′ 5,0 „ „
„ 11h 30′ 5,5 „ „
„ 11h 35′ 3,5 „ „
„ 11h 40′ 3,0 „ „
„ 11h 45′ 3,0 „ „
„ 11h 50′ 3,0 „ „
„ 11h 55′ 1,0 „ „
„ 12h 00′ 1,5 „ „
„ 12h 05′ 1,5 „ „
„ 12h 10′ 1,0 „ „
„ 12h 15′ 0,5 „ „

In 1 Stunde 10 Min. sind 50,8 ccm Magensaft ausgeschieden worden. Auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes entfällt demnach 0,81 ccm. Die Einspritzung ganz gleicher Menge des Extraktes ergab bei demselben Hunde am 10. November 1913 die Ausscheidung von 1,07 ccm Magensaft auf 1 kg Gewicht. Es folgt ein Versuch mit intravenöser Einführung eines, 1,33 % organischer Bestandteile enthaltenden Fundusextraktes, welcher an demselben Hunde am 22. November 1913 (Versuch I) bei subkutaner Einführung geprüft wurde. Die Einführung geschieht im langsamen Tempo aus einer, mit der Vene verbundenen Bürette.

Versuch XV. 19. November 1913.

Hund „Czarny". 11 kg Gewicht; mit Magen- und Duodenalfistel. Aus dem Magen keine Sekretion; Reaktion alkalisch.

Um	9h 35′	Anfang der intravenösen Einführung des Fundusextraktes	
„	9h 37′	Reaktion der Magenschleimhaut wird sauer; Hund ein wenig unruhig, beleckt sich	
„	9h 38′	4 ccm Extrakt eingeführt.	In den Magen gelangt die Galle
„	9h 40′	7 „ „ „	Magensaft ganz rein
„	9h 45′	15 „ „ „	Einführung von 15 ccm des Extraktes beendet; Hund ruhig
„	9h 45′	2,0 „ Magensaft ausgeschieden	
„	9h 50′	0,5 „ „ „	
„	9h 55′	0,5 „ „ „	
„	10h 00′	2,0 „ „ „	
„	10h 05′	0,8 „ „ „	
„	10h 10′	0,7 „ „ „	
„	10h 15′	0,3 „ „ „	
„	10h 20′	0,2 „ „ „	

Die Sekretion hat 2 Min. nach Einführung des Extraktes angefangen und, wenn die Ausscheidung von 0,2 ccm in 5 Min. als Ende der Sekretion angenommen wird, im ganzen 43 Min. gedauert. Innerhalb von 43 Min. wurden aus der Magenfistel 7 ccm einer saueren, mit Galle gemischten Flüssigkeit, in welcher zweifellos auch Speichel vorhanden war — das Versuchstier wurde nicht ösophagotomiert —, gesammelt; auf 1 kg Gewicht und 1 ccm des Extraktes entfällt demnach 0,07 ccm. Nach subkutaner Einführung von 20 ccm desselben Extraktes, demselben Hunde am 22. November (Versuch I), sind 71 ccm Magensaft (auf 1 kg Gewicht und 1 ccm Extrakt 2,5 ccm) ausgeschieden worden.

Aus den Versuchen mit intravenöser Einführung der Extrakte ist wohl ersichtlich, dass eine eigentliche Magensaftausscheidung in keinem Falle stattgefunden hat. Den geringen Mengen der aus der

Magenfistel gesammelten, mit Galle verunreinigten Flüssigkeit war auch Speichel beigemengt, da die Versuche an nicht ösophagotomierten Tieren angestellt wurden und während des Versuches, wie schon oben bemerkt, die Tiere sich abschleckten. Die Quantität des eigentlichen Magensaftes dürfte nur sehr gering gewesen sein, so dass sie nicht als Sekretionsprodukt, sondern bloss als Folge der mechanischen, durch Kontraktion der Magenwand bewirkten Auspressung aus den Magenschleimhautfalten betrachtet werden muss. Diese Kontraktion der Magenwand stellt sich bei plötzlicher, der intravenösen Einführung der Extrakte folgenden Blutdrucksenkung ein; als Begleiterscheinung der Flüssigkeitsabsonderung (Auspressung) aus dem Magen beobachtet man tatsächlich Symptome der allgemeinen Wirkung des eingeführten Extraktes, und zwar die Aufregung der Versuchstiere. Ein zwecks Prüfung des Verhaltens des Blutdruckes angestellter akuter Versuch ergab, dass die verwendeten Extrakte den Blutdruck ganz ausgesprochen erniedrigen, womit sich nur die bereits bekannte Tatsache bestätigt, dass die Organextrakte infolge Wirkung des in ihnen enthaltenen Vasodilatins eine Blutdrucksenkung hervorrufen.

Die Versuche von Edkins haben eine ganz andere Bedeutung, als ihnen der Autor selbst und die Anhänger der Hormonentheorie zugeschrieben haben. Vor allem muss betont werden, dass Edkins nicht die Sekretion des Magensaftes, sondern nur eine ganz unbedeutende Aziditätserhöhung (Gesamtazidität in den einzelnen Versuchen: 0.0022% — 0,0057% — 0.0147% — 0,033% — 0,036% — 0,096% — 0,0125% — 0,0164%) der in den Magen eingeführten 0,9%igen NaCl-Lösung festgestellt hat. Nach Einführung der Extrakte in die Blutbahn beobachtete Edkins starke Blutdrucksenkung, was, wie Popielski nachgewiesen hat, eine Steigerung der Magen- und Darmbewegungen zur Folge hat; die verstärkten Magenbewegungen können nun zum mechanischen Auspressen der in den Schleimhautfalten befindlichen Magensaftreste führen.

Um die Frage der Magensaftabsonderung möglichst befriedigend entscheiden zu können, habe ich nach der Methode von Edkins (Journ. of Physiol. vol. 34. p. 138—139. 1906) Versuche an Katzen angestellt. In sieben auf diese Weise ausgeführten Experimenten habe ich tatsächlich eine unbedeutende Ansäuerung der in den Magen eingeführten NaCl-Lösung festgestellt. Die Katzen wurden 24 Stunden vor dem Versuche nicht mehr gefüttert, um eine

selbständige Sekretion des Magensaftes möglichst zu vermeiden, es war aber damit noch keine Gewähr gegeben, dass die Sekretion des Magensaftes tatsächlich nicht erfolgen würde. Um die Schleimhautfalten auszuglätten und etwaige Magensaftüberreste möglichst gründlich zu entfernen, wurde der Magen vor der Injektion der Extrakte unter hohem Druck gründlich ausgespült; aber auch diese Vorsichtsmaassregel konnte nicht dafür bürgen, dass keine Magensaftreste auftreten würden. Sämtliche Versuche sind an Katzen mit durchschnittenem Rückenmarke (unterhalb der Med. oblongata) ausgeführt, und der Gang der operativen Vorbereitung der Versuchstiere war folgender: Es wurden freigelegt: Art. carotis dextra zwecks Blutdruckmessung und Vena jugularis sin. zwecks Einführung der Extrakte; demnächst Tracheotomie, Rückenmarksdurchschneidung unterhalb der M. oblongata und künstliche Atmung mittels Press- und Saugpumpe. Nach Eröffnung der Bauchhöhle wurde oberhalb der Cardia eine Ligatur angelegt; nachdem auch das duodenale Ende des Magens abgebunden wurde, habe ich in den pylorischen Teil eine Glaskanüle eingeführt, mit einer Ligatur fixiert und die Bauchwunde, bis auf eine kleine, für die nach aussen führende Kanüle bestimmte Öffnung mit Peans abgeklemmt.

Versuch I. 16. November 1912.

Katze. Gewicht 2800 g. In üblicher Weise vorbereitet. Vor dem Versuche fastet das Tier 24 Stunden. Die Extrakte für diesen Versuch wurden frisch aus zwei Hundemagen hergestellt.

Zeit	In den Magen wurden eingeführt Kubikzentimeter 9%ige NaCl-Lösung	In die V. jugul. wurden eingeführt Kubikzentimeter Extrakt	Azidität der NaCl-Lösung im Magen nach 15 Minuten, ausgedrückt in Kubikzentimeter $\frac{N}{10}$-NaOH %
10h 30′	Der Magen wird mehrmals mit je 100 ccm 0,9%iger NaCl-Lösung ausgewaschen		
10h 55′	25	—	2,0
11h 10′	25	—	1,0
11h 28′	25	—	weniger als 1,0
11h 35′	Wiederholte Waschung des Magens mehrmals mit je 50 ccm 0,9%iger NaCl-Lösung		
12h 2′	25	—	—
12h 5′	—	4 ccm Extrakt aus der Muscularis fundi	—
12h 20′	—	—	3,0

(Versuch I, Fortsetzung.)

Zeit	In den Magen wurden eingeführt Kubikzentimeter 9%ige NaCl-Lösung	In die V. jugul. wurden eingeführt Kubikzentimeter Extrakt	Azidität der NaCl-Lösung im Magen nach 15 Minuten, ausgedrückt in Kubikzentimetern $\frac{N}{10}$-NaOH %
12h 21′	Waschung des Magens einmal mit 50 ccm 0,90%iger NaCl-Lösung		
12h 25′	25	—	—
12h 27′	—	5 ccm Extrakt aus der Muscularis fundi	—
12h 42′	—	—	6,0
12h 57′	25	4,5 ccm Extrakt aus der Mucosa pylori	—
1h 12′	—	—	7,0

Versuch II. 20. November 1911.

Katze. 2000 g. Operativ in üblicher Weise vorbereitet.

Zeit	In den Magen wurden eingeführt Kubikzentimeter 0,9%ige NaCl-Lösung	In die Vene eingeführte Kubikzentimeter Extrakt	Azidität der nach 15 Minuten aus dem Magen entfernten NaCl in Kubikzentimetern $\frac{N}{10}$-NaOH	
			absolut	%
11h 10′	Waschung des Magens wiederholt mit kleinen Mengen NaCl-Lösung			
11h 32′	15	—	0,22	1,5
11h 35′	Waschung des Magens wie oben			
11h 55′	15	—	weniger als 0,22	weniger als 1,5
11h 59′	Waschung des Magens mit NaCl-Lösung			
12h 10′	15	—	—	—
12h 15′	—	8 ccm Extrakt aus der Muscularis fundi	0,45	3,0
	Waschung des Magens mit NaCl-Lösung			
12h 45′	15	10 ccm Extrakt aus der Mucosa fundi	—	—

Das Tier geht ein, bevor der Versuch zu Ende gelangte.

Versuch III. 25. November 1911.

Katze. Gewicht 2600 g. Vorbereitet in der üblichen Weise. Spülung des Magens mehrmals mit 0,9%iger NaCl-Lösung.

15 ccm 0,9 %ige NaCl-Lösung im Magen durch 15 Minuten belassen; Azidität nach 15 Min. 0,45 % $\frac{N}{10}$ NaOH.

Es werden wiederum 15 ccm NaCl-Lösung in den Magen eingegossen und in die Vene 2 ccm eines konzentrierten Extraktes aus der Muscularis fundi eingeführt; plötzliche Blutdrucksenkung; das Tier geht nach 30—40 Sek. ein. Nach 15 Min. wird die NaCl-Lösung aus dem Magen entfernt; die Azidität dieser Lösung beträgt 2,0 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH %.

Die Aziditätszunahme der NaCl-Lösung beträgt in diesem Versuche das Fünffache des ursprünglichen, vor der Einführung des Extraktes festgestellten Wertes. Von einer Magensaftsekretion kann aber selbstverständlich nicht die Rede sein, da das Tier 30—40 Sekunden nach Einführung des Extraktes verendete.

Aus dem zweiten Versuche ergibt sich, dass die Azidität der 0,9 %igen NaCl-Lösung unter dem Einflusse einer zweimal als im Versuche I grösseren Menge des Extraktes aus der Muscularis fundi nur eine unbedeutende Steigerung, und zwar um 0,23 $\frac{N}{10}$ NaOH erfährt. Von besonderem Interesse ist es, dass eine 30 Minuten nach der ersten ausgeführte zweite Injektion einer etwas grösseren Menge desselben Extraktes eine derart bedeutende Blutdrucksenkung herbeiführt, dass das Tier 30—35 Sekunden nachher verendet. Ich muss es ausdrücklich betonen, dass die bei titrimetrischer Aziditätsbestimmung zur Neutralisation verbrauchten NaOH-Mengen im allgemeinen so gering waren, dass sie noch im Bereiche der Fehlergrenzen der Methode liegen; falls beim Titrieren von 5 ccm (und diese Menge wurde stets zur Aziditätsbestimmung verwendet) der Fehler nur 0,1 ccm beträgt, erhalten wir bei der Umrechnung auf Prozente bereits den Fehler von 2 ccm. Im Versuche II kann also von der Steigerung der Azidität kaum gesprochen werden, und die ganz unbedeutende Zunahme derselben kann ebensogut von dem CO_2 abhängig sein; es ist recht zweifelhaft, ob überhaupt freie HCl vorhanden war. Die im Versuche III festgestellte Steigerung der Azidität um nur 1,2 % kann nicht als Ausdruck der stärkeren Wirkung des Extraktes aus der Mucosa pylori betrachtet werden.

Versuch IV. 4. Dezember 1912.

Katze. Gewicht 2800 g. Seit 24 Stunden nüchtern, vorbereitet in der üblichen Weise.

Zeit	In den Magen eingeführte Kubikzentimeter physiol. NaCl-Lösung	In die Vene eingeführte Kubikzentimeter Extrakt	Azidität der nach 15 Min. aus dem Magen entleerten NaCl-Lösung, ausgedrückt in Kubikzentimetern $\frac{N}{10}$-NaOH	
			absolut	%
11h 30′	Waschung des Magens mehrmals mit kleinen Mengen 0,9%iger NaCl-Lösung			
11h 40′	15	—	0,7	0,5
12h 05′	25	—	—	—
12h 10′	—	5 ccm Extrakt aus der Mucosa fundi (2 ccm des konzentriert. Extraktes auf 8 ccm NaCl-Lösung, davon 5 ccm eingeführt)	0,25	1,0
	Waschung des Magens mehrmals mit 0,9%iger NaCl-Lösung			
12h 40′	25	5 ccm Extrakt aus der Muscularis fundi (Verdünnung 1 : 10)	weniger als 0,25	weniger als 1,0
	Waschung des Magens mit NaCl-Lösung			
12h 59′	25	5 ccm Extrakt aus der Muscularis fundi (Verdünnung 1 : 10)	0,25	1,0
	Waschung des Magens wie oben			
1h 6′	25	1 ccm des konzentrierten Extraktes aus der Muscularis fundi, nach 3 Min wiederum 2 ccm desselben Extraktes	0,5	2,0
1h 40′	25	3 ccm des konzentrierten Extraktes aus der Mucosa pylori	0,8	3,2

Die im Versuche IV festgestellte Steigerung der Azidität von nur 1,2 % kann nicht als Ausdruck der stärkeren Wirkung des Extraktes aus der Mucosa pylori betrachtet werden.

Versuch V. 7. Dezember 1912.

Katze. Gewicht 1800 g. Fastet seit 24 Stunden; operativ in der üblichen Weise vorbereitet, außerdem Ligatur der Bauchaorta unterhalb der Art. coeliaca. Für den Versuch wurden gemischte Extrakte aus Hunde- und Schweinemagen verwendet.

Um 6h 10′ Durchspülung des Magens mit 0,9%iger NaCl-Lösung. Azidität der Spülflüssigkeit beträgt 1 Tropfen $\frac{N}{10}$-NaOH.

„ 6h 25′ in den Magen wurden 25 ccm 0,9%iger NaCl-Lösung eingeführt.

„ 6h 28′ in die Vena jugularis: 5 ccm des Extraktes aus der Mucosa fundi (Verdünnung 1 : 10 NaCl-Lösung = 0,5 ccm konzentrierten Extraktes)

Um 6h 33′ in die Vena jugularis: 5 ccm des Extraktes aus der Mucosa fundi (Verdünnung 3:7 NaCl-Lösung = 1,5 ccm des konzentrierten Extraktes)
„ 6h 43′ die Azidität der NaCl-Lösung im Magen beträgt 1 Tropfen $\frac{N}{10}$ NaOH.
„ 6h 45′ in die Vena jugularis: 3 ccm des konzentrierten Extraktes aus der Mucosa fundi
„ 6h 50′ in die Vene 5 ccm desselben konzentrierten Extraktes
„ 6h 05′ die Azidität der NaCl-Lösung im Magen beträgt 1,0
„ 7h 07′ in die Vena jugularis: 5 ccm des konzentrierten Extraktes aus der Muscularis fundi; starke Blutdrucksenkung
„ 7h 19′ die Azidität der NaCl-Lösung im Magen beträgt 1 Tropfen $\frac{N}{10}$ NaOH.
„ 7h 22′ in die Vena jugularis: 4 ccm des Extraktes aus der Mucosa pylori
„ 7h 25′ „ „ „ „ 8 ccm desselben
„ 7h 40′ die Azidität der NaCl-Lösung im Magen beträgt 1,5 ccm $\frac{N}{10}$ NaOH.

Die Aziditätswerte sind in diesem Versuche so gering, dass sie ohne weiteres als im Bereiche der titrimetrischen Fehlergrenzen liegende betrachtet werden können; die unbedeutende Steigerung der Azidität kann auch vom CO_2 abhängig sein.

Versuch VI. 11. Dezember 1912.

Katze. Gewicht 3300 g. Seit 48 Stunden nüchtern, in der üblichen Weise vorbereitet.

Zeit	In den Magen eingeführte Kubikzentimeter der 0,9%igen NaCl-Lösung	In die Vene eingeführte Kubikzentimeter des Extraktes	Azidität der aus dem Magen nach 15 Minuten entfernten NaCl-Lösung in Kubikzentimetern $\frac{N}{10}$-NaOH	
			absolut	%
	Waschung des Magens mehrmals mit NaCl-Lösung			
12h 30′	20	—	0,8	4,0
12h 35′	Waschung des Magens wie oben			
12h 45′	—	—	—	—
12h 54′	—	10 ccm des Extraktes aus der Muscularis fundi	4,5	18,0
	Spülung des Magens wie oben			
1h 05′	25	—	—	—
1h 08′	—	10 ccm des Extraktes aus der Mucosa fundi	4,0	16,0

(Versuch VI, Fortsetzung)

Zeit	In den Magen eingeführte Kubikzentimeter der 0,9%igen NaCl-Lösung	In die Vene eingeführte Kubikzentimeter des Extraktes	Azidität der aus dem Magen nach 15 Minuten entfernten NaCl-Lösung in Kubikzentimetern $\frac{N}{10}$-NaOH	
			absolut	%
1h 15′		Spülung des Magens mehrmals wie oben		
1h 30′	25	—	—	—
1h 33′	—	10 ccm des Extraktes aus der Mucosa pylori	2,2	9,0
		Spülung des Magens wie oben		
1h 47′	25	—	—	—
1h 50′	—	20 ccm des Extraktes aus der Mucosa fundi	3,0	12,0
		Spülung des Magens mehrmals wie oben		
2h 05′	25	—	0,75	3,0

Im Versuche VI wurde von allen Versuchen die grösste Steigerung der Azidität festgestellt, wobei diese nach Einführung des Extraktes aus der Mucosa fundi viel ausgesprochener war als unter dem Einflusse des Pylorusextraktes; und zwar steigt die Azidität unter dem Einflusse des Extraktes aus der Mucosa fundi von 4,0 auf 18,0, eventuell 16,0—12,0, nach Einführung des Pylorusextraktes wächst sie nur bis auf 9,0. Die Azidität der NaCl-Lösung, die nach Abschluss des Versuches mit den Extrakten in den Magen noch einmal eingeführt wurde, betrug beinahe ebensoviel wie ihr ursprünglich noch vor dem Einführen der Extrakte festgestellter Wert. Auf Grund dieser Feststellung dürfen wir also folgern, dass die Einführung der Extrakte tatsächlich als Ursache der Aziditätssteigerung betrachtet werden kann. Es muss aber andererseits berücksichtigt werden, dass die anfängliche Azidität (4,0 ccm $\frac{N}{10}$-NaOH) um vieles grösser als in den übrigen Versuchen war, und dass dementsprechend auch die Steigerung der Azidität nach Extrakteinführung grösser als in anderen Experimenten sein musste; diese Überlegung macht es recht wahrscheinlich, dass der mechanisch aus der Magenschleimhaut ausgepresste Saft die Steigerung der Azidität verursacht hat.

Versuch VII. 20. Dezember 1912.

Katze. Gewicht 3400 g. Nüchtern seit 24 Stunden, vorbereitet wie gewöhnlich; außerdem Unterbindung der Bauchaorta unterhalb der Art. coeliaca. Durchspülung des Magens mit physiol. NaCl-Lösung.

Um 6h 05′ in den Magen wurden 22 ccm 0,9 %ige NaCl-Lösung eingeführt
„ 6h 20′ Azidität dieser Lösung beträgt 1,5
„ 6h 25′ Durchspülung des Magens mehrmals mit je 100 ccm 0,9 %ige NaCl-Lösung
„ 6h 85′ in den Magen wurden 25 ccm 0,9 %ige NaCl-Lösung eingeführt
„ 6h 37′ in die Vena jugularis: 2 ccm 5 % Pepton Witte (0,5 ccm auf 1 kg Gewicht)
„ 6h 39′ „ „ „ „ 9 ccm 5 % Pepton Witte
„ 6h 54′ die Azidität der NaCl-Lösung im Magen beträgt 3,0

Das Tier verendet aus unbekannter Ursache.

(Anmerkung: In diesem Versuche hat das Pepton den Blutdruck erhöht; vide ähnliche Beobachtung von Popielski, Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 126, S. 490.)

Die oben dargestellten, nach der Edkins'schen Methode ausgeführten Experimente an Katzen berechtigen also zu der Schlussfolgerung, dass: 1. die Extrakte aus der Pylorusschleimhaut keineswegs wirksamer sind als Extrakte aus anderen Magenteilen und 2. die Aziditätssteigerung in manchen Versuchen ganz unbedeutend ist, in anderen unter Berücksichtigung der Fehlergrenzen der titrimetrischen Aziditätsbestimmung von der Steigerung der Azidität nicht die Rede sein kann. Die in einigen Versuchen beobachtete geringfügige Steigerung der Aziditätswerte kann nicht auf die Sekretion des Magensaftes bezogen werden, weil sie auch in diesem Falle, wo das Versuchstier nach 30—40 Sekunden eingegangen ist, wo also von einer Sekretion nicht gesprochen werden konnte, festgestellt wurde. Es wäre hier zu bemerken, dass das Wasser und Kochsalz seitens der Pawlow'schen Schule als energische Sekretionserreger für die Magendrüsen betrachtet werden; diese Anschauung wird jedoch durch die in weiterer Folge der vorliegenden Arbeit angeführten Versuche als vollständig unrichtig widerlegt. Da nach intravenöser Einführung der Organextrakte in allen Fällen Blutdrucksenkung erfolgt, da ferner die Aziditätssteigerung um so grösser ist, je höher die ursprüngliche Azidität der NaCl Lösung im Magen ist, und endlich diese Aziditätssteigerung auch im Falle, wo das Versuchstier nach 30—40 Sekunden infolge gewaltiger Blutdrucksenkung eingeht, festgestellt wurde, darf mit Recht behauptet werden, dass die unbedeutende in manchen Versuchen beobachtete Steigerung der Azidität nur von dem infolge regerer Magenmotilität mechanisch ausgepressten Magensafte abhängig ist.

Das Ergebnis der vorliegenden Versuche an Katzen deckt sich vollkommen mit den Ergebnissen der Versuche an Hunden mit chronischer Magenfistel. Nach Injektion eines Organextraktes oder von Pepton Witte in das Blut erfolgte manchmal bei letzteren ganz plötzlich die Absonderung von etwa 20 ccm einer saueren (Gesamtazidität 60 bis 80) Flüssigkeit (vide II. Teil dieser Arbeit), in einigen Versuchen jedoch wurde keine Sekretion beobachtet, nach einer zweiten Injektion desselben Extraktes blieb die Absonderung in der Regel aus. Es ist daraus zu schliessen, dass die manchmal aus dem Magen erscheinende Flüssigkeit von geringer Azidität keinesfalls ein Ausdruck einer Sekretion, sondern nur einer rein mechanischen Auspressung des Saftes aus den Magenschleimhautfalten ist. Demnach erfolgte auch in den Versuchen von Edkins keine Magensaftsekretion, und der Begriff „Gastric-Sekretin" bezieht sich auf etwas in Wirklichkeit gar nicht Existierendes.

Es wären hier die Ansichten anderer Autoren bezüglich des „Gastric-Sekretins" anzuführen. Krzyszkowski aus der Pawlow'schen Schule[1]) sagt, dass bis jetzt die Hauptfrage, ob die Sekretine Körper „sui generis" die bei der vitalen Funktion in der normalen Schleimhaut gebildet sind, oder ob sie nur, bei Bearbeitung mit verschiedenen Reagentien entstehende Kunstprodukte sind, noch nicht entschieden ist. Derselbe Autor sagt weiter: „Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei der Bearbeitung der Schleimhaut mit verschiedenen Körpern, Produkte, die safttreibende Eigenschaften besitzen, entstehen können." Zielonyj und Sawicz, ebenso aus der Pawlowschen Schule[2]), nachdem sie betont haben, dass nach Edkins die Bildung des Gastrins analog zum Pankreassekretin ist, sagen weiter, die Folgerungen von Edkins seien etwas verfrüht, weil sie auf Grund der in sehr anormalen Bedingen ausgeführten Versuche aufgebaut sind. Zielonyj[3]) (Pawlow'sche Schule) sagt, dass man sich bei der Edkins'schen Auffassung nicht aufhalten kann, weil sie sich auf Versuche, die in weit von normalen entfernten Be-

---

1) Krzyszkowski, Nowyje materyały po fizyologji żełudocznych żelioz sobaki. Dissertation (russisch). S. 57. St. Petersburg. 1906.

2) Zielonyj und Sawicz, Trudy obszczestwa russkich wraczej. S. 10. St. Petersburg. 1911—1912.

3) Zielonyj, Archiv biologiczeskich nauk. Bd. XVII H. 5. Dez. 1912. Sonder-Abdr. S. 6.

dingungen ausgeführt sind, stützt. R. Ehrmann[1]), aus der Schule Bickel's, sagt von den Baylis und Starling'schen Sekretinen folgendes: „Es ist also überhaupt fraglich, ob im Organismus derselbe Körper (Sekretin für Pankreas) sich bildet, der ausserhalb desselben erst durch erhebliche Eingriffe, nämlich durch Kochen mit 0,36 % HCl entsteht." Von den Gastric-Sekretinen (Gastrinen) sagt er: „Was nun die Beziehungen solcher Substanzen bezüglich der Magensekretion anlangt, so sind sie wohl noch unklarer." Bemerkenswert ist endlich die Auffassung von Aschner und Grigoriu, welche von den Sekretinen folgendes sagen[2]): „Es wird ja auch in neuerer Zeit an der Spezifität des Starling'schen Pankreassekretins gezweifelt, denn es ist trotz der relativen Hitzebeständigkeit eines sehr bekannten Hormons, des Adrenalins, im allgemeinen überhaupt sehr schwer anzunehmen, dass Kochextrakte von Organen noch ihre Spezifität in biologisch wirksamer Weise behalten können."

Das sind also Stimmen der Autoren, welche sich speziell mit der sekretorischen Tätigkeit der Drüsen unter dem Einflusse von verschiedenen Organextrakten beschäftigt haben.

Wir stehen nun vor einer hochinteressanten, merkwürdigen Tatsache, welche den bisherigen Anschauungen, dass die intravenöse Einführung irgendwelchen Körpers immer die sicherste und wirksamste Methode zum Nachweis seiner physiologischen Eigenschaften ist, scheinbar widerspricht. Eben deswegen ist die Frage nach den chemischen Eigenschaften des wirksamen Körpers subkutan eingeführter Extrakte, interessant und wichtig.

In dieser Richtung angestellte Untersuchungen haben zwar den chemisch reinen Körper nicht zu isolieren vermocht, haben aber viele von seinen Eigenschaften entdeckt, was in Hinkunft zum Ziele führen kann.

Chemische Eigenschaften des wirksamen Körpers der Extrakte.

Dieser Körper ist ein organischer, weil die im Versuche Nr. XVI (am 9. Juli 1913) dem beiderseits vagotomierten Hunde „Nerus", 13 kg Gewicht, eingeführten Salze keine Sekretion hervorrufen.

---

1) Ehrmann, Internat. Beiträge (herausgegeben von A. Bickel) Bd. 3 S. 385. 1911.

2) Aschner und Grigoriu, Archiv f. Gynäkologie Bd. 94 S. 770. 1911.

Da die Extrakte zwecks Sterilisierung sehr oft gekocht wurden, musste der Einfluss der Temperatur auf den wirksamen Körper untersucht werden. Die Temperatur, bei welcher die Extrakte im Wasserbade eingedampft werden, vermindert die Intensität ihrer Wirkung nicht; dieses ergibt sich aus dem Versuche Nr. XVII, in welchem ein konzentrierter, bis zu einem Fünftel des ursprünglichen Volumens eingedampfter, mit 0,36 % HCl im Verhältnisse 1,0 : 0,5 vorbereiteter Extrakt eingespritzt wurde.

Versuch XVII. 31. September 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 16½ kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 7h 30′ Anfang des Versuches
„ 8h 30′ sind 1,8 ccm schwach saueren Magensaftes gesammelt worden. Subkutane Einführung in der linken Lumbalgegend von 20 ccm eines Darmextraktes mit 3,16 % fester, 0,96 % organischer und 0.2 % anorganischer Bestandteile, welcher durch 20 Stunden in der Temperatur von 130° C. gehalten wurde. 3—5 Min. nach der Einführung beleckt sich der Hund und speichelt, erbricht auch Speichel. Bis
„ 9h 15′ keine Sekretion. In der rechten Lumbalgegend werden nun subkutan 20,0 ccm einer frisch vorbereiteten 5 % igen Lösung von Pepton Witte eingespritzt. Bis
„ 9h 50′ erfolgt keine Sekretion. Der Hund ruhig. Subkutane Einführung von 20 ccm eines bis zu einem Fünftel des ursprünglichen Volumens eingeengten Extraktes aus dem Pylorus (600 ccm wurden auf 120 ccm eingedampft). In diesem konzentrierten Extrakte waren 6,7 % feste, 4,1 % organische und 2,6 % anorganische Bestandteile enthalten.
„ 10h 00′ Anfang der Sekretion; Hund ruhig
„ 10h 05′ 11 ccm Magensaft
„ 10h 10′ 11 „ „
„ 10h 15′ 10 „ „
„ 10h 20′ 18 „ „
„ 10h 25′ 14 „ „
„ 10h 30′ 12 „ „
„ 10h 35′ 13 „ „
„ 10h 40′ 15 „ „
„ 10h 45′ 15 „ „
„ 10h 50′ 15 „ „
„ 10h 55′ 14 „ „
„ 11h 00′ 12 „ „
„ 11h 05′ 12 „ „
„ 11h 10′ 13 „ „

Um 11h 15′ 9 ccm Magensaft
„ 11h 20′ 12 „ „
„ 11h 25′ 12 „ „
„ 11h 30 11 „ „
„ 11h 35′ 12 „ „
„ 11h 40′ 13 „ „
„ 11h 45′ 10 „ „
„ 11h 50′ 10 „ „
„ 11h 55′ 9 „ „
„ 12h 00′ 10 „ „
„ 12h 05′ 7 „ „
„ 12h 10′ 9 „ „
„ 12h 15′ 7 „ „
„ 12h 20′ 9 „ „
„ 12h 25′ 9 „ „
„ 12h 30′ 6 „ „
„ 12h 35′ 7 „ „
„ 12h 40′ 5 „ „ Der Versuch wurde abgeschlossen; die Sekretion dauert noch fort. Anfang der Sekretion 10, Maximum 20 Min. nach Einführung des Extraktes; im Verlaufe von 2 Stunden 40 Min. sind 350,0 ccm Magensaft ausgeschieden worden. Aus diesem Versuche folgt, dass das Erwärmen der Extrakte durch 20 Stunden in der Temperatur von 130° C. den wirksamen Körper vernichtet, da 20,0 ccm desselben Extraktes dem Hunde „Czarny“ am 28. Oktober 1913 (Vers. XVII) subkutan eingeführt, die Sekretion von 89,0 ccm Magensaft in $1^1/_2$ Stunden hervorgerufen haben.

Das Erwärmen desselben Extraktes nur durch 10 Stunden in der Temperatur von 132° C., schwächt die Wirkung des Extraktes bedeutend ab, hebt jedoch seine Wirkung nicht gänzlich auf, wie das aus dem Versuche XIX ersichtlich ist.

Versuch XIX. 30. Oktober 1913.

Hund „Czarny“. $10^1/_2$ kg Gewicht, mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 7h 55′ Anfang der Beobachtung
Bis 8h 10′ 1,8 ccm Magensaft gesammelt
„ 8h 55′ 0,9 ccm Magensaft gesammelt; subkutane Einführung von 20,0 ccm desselben Darmextraktes, welcher zu den Versuchen XVII und XVIII benutzt wurde, jedoch nach vorhergegangener Ewärmung durch 10 Stunden in der Temperatur von 132° C.
Um 9h 15′ Anfang der Sekretion
„ 9h 20′ 2,0 ccm Magensaft
„ 9h 25′ 2,0 „ „
„ 9h 30′ 2,0 „ „

Um	9h 35′	1,5 ccm	Magensaft	
„	9h 40′	1,2 „	„	
„	9h 45′	0,8 „	„	
„	9h 50′	0,7 „	„	
„	9h 55′	0,4 „	„	
„	10h 00′	0,5 „	„	
„	10h 05′	0,6 „	„	
„	10h 10′	0,7 „	„	
„	10h 15′	0,6 „	„	In 1 Stunde sind 13,0 ccm Magensaft gesammelt worden; subkutane Einführung von 20,0 ccm desselben, jedoch vorher nicht erwärmten Darmextraktes
„	10h 20′	0,5 „	„	
„	10h 25′	1,6 „	„	
„	10h 30′	6,9 „	„	
„	10h 35′	13,0 „	„	
„	10h 40′	11,0 „	„	
„	10h 45′	12,0 „	„	
„	10h 50′	11,0 „	„	
„	10h 55′	10,0 „	„	
„	11h 00′	9.0 „	„	
„	11h 05′	5,0 „	„	
„	11h 10′	5,0 „	„	
„	11h 15′	4,0 „	„	
„	11h 20′	2,0 „	„	
„	11h 25′	2,0 „	„	
„	11h 30′	1,6 „	„	(unbedeutende Gallenbeimengung)
„	11h 35′	0,9 „	„	
„	11h 40′	0,5 „	„	

In 1 Stunde 20 Min. sind 96,0 ccm Magensaft ausgeschieden worden. Im Versuche XVIII an demselben Hunde sind nach Einspritzung gleicher Menge desselben Extraktes 89,0 ccm Magensaft ausgeschieden worden.

Ich habe nun weiterhin mich mit der Frage beschäftigt, ob bei autolytischen und Verdauungsprozessen unter dem Einflusse der Fermente in der Körpertemperatur, der wirksame Körper sich verändert. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich folgenden Versuch ausgeführt:

1. 200 g der frischen Bauchspeicheldrüse eines Ochsen wurden in der Temperatur von 39° C. im Thermostat durch 4½ Stunden gehalten. Nach Ablauf dieser Zeit wurde die Drüse in der Hackmaschine zerkleinert und mit 250 ccm $\frac{N}{10}$-HCl übergossen; der Aufguss wurde am nächsten Tage filtriert, das Filtrat mit Natrium

bicarbonicum neutralisiert und aufgekocht, wiederum filtriert und das Filtrat auf 200 ccm mit Wasser aufgefüllt.

2. Zum Vergleiche habe ich in ähnlicher Weise 200 g Bauchspeicheldrüse verarbeitet, ohne sie jedoch vorher im Thermostat zu halten.

3. Zum neutralisierten Filtrate habe ich Magensaft hinzugegeben und dieses Gemisch im Thermostat durch 2 Tage gehalten.

Versuch XX. 4. November 1913.

Hund „Czarny". Gewicht 11 kg, mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
Bis 8h 50′ keine Sekretion. In die rechte Lumbalgegend werden 20 ccm des Pankreasextraktes, welcher auf die unter (1) beschriebene Weise vorbereitet wurde, eingespritzt

Um 9h 07′ der Magensaft entleert sich tropfenweise
„ 9h 10′ 1,3 ccm Magensaft
„ 9h 15′ 3,7 „ „
„ 9h 20′ 4,5 „ „
„ 9h 25′ 4,0 „ „
„ 9h 30′ 4,0 „ „
„ 9h 35′ 3,0 „ „
„ 9h 40′ 2,5 „ „
„ 9h 45′ 1,7 „ „
„ 9h 50′ 0,8 „ „
„ 9h 55′ 1,0 „ „
„ 10h 00′ 1,0 „ „
„ 10h 05′ 0,5 „ „ Der Versuch wurde abgeschlossen. In 1 Stunde sind 28,0 ccm Magensaft ausgeschieden worden. Der zum Versuche verwendete Extrakt enthält:

feste Bestandteile	4,17 %
organische Bestandteile . . .	3,20 %
anorganische Bestandteile . .	0,97 %

Versuch XXI. 6. November 1913.

Hund „Czarny". Gewicht 11 kg.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
Bis 8h 30′ 1,0 ccm einer schwach sauren Flüssigkeit
„ 8h 55′ 1,5 „ „ „ „ „

In der rechten Lumbalgegend werden 20 ccm des Pankreasextraktes, welcher in der sub (2) beschriebenen Weise (also ohne dass die Drüse

vorher im Thermostat gehalten wurde) vorbereitet wurde, subkutan eingespritzt. Dieser Extrakt enthält:

feste Bestandteile	3,16 %
organische Bestandteile	2,90 %
anorganische Bestandteile	0,96 %

Um	9 h 10′	Anfang der Sekretion		
„	9 h 15′	1,5	ccm	Magensaft
„	9 h 20′	2,5	„	„
„	9 h 25′	3,5	„	„
„	9 h 30′	2,5	„	„
„	9 h 35′	2,0	„	„
„	9 h 40′	1,5	„	„
„	9 h 45′	1,0	„	„
„	9 h 50′	1,2	„	„
„	9 h 55′	0,7	„	„
„	10 h 00′	0,5	„	„
„	10 h 15′	1,3	„	„ (in 15 Minuten)

Die Gesamtmenge des in 1 Stunde 15 Min. ausgeschiedenen Magensaftes beträgt 18,2 ccm.

Es werden nun 15 ccm des bereits in den Versuchen XVIII und XIX an demselben Hunde verwendetes Darmextraktes subkutan eingespritzt; dieser Extrakt wurde jedoch, mit 5 ccm Magensaft gemischt, vorher durch 2 Tage im Thermostaten bei 39° C. gehalten.

Um	10 h 20′	0,1	ccm	Magensaft
„	10 h 25′	0,4	„	„
„	10 h 30′	1,8	„	„
„	10 h 35′	1,7	„	„
„	10 h 40′	5,0	„	„
„	10 h 45′	2,6	„	„
„	10 h 50′	4,0	„	„
„	10 h 55′	3,0	„	„
„	11 h 00′	2,6	„	„
„	11 h 05′	1,6	„	„
„	11 h 10′	0,8	„	„
„	11 h 15′	1,0	„	„
„	11 h 20′	0,5	„	„
„	11 h 25′	0,3	„	„
„	11 h 30′	0,4	„	„

Von 10 Uhr 30 Min. bis 11 Uhr 30 Min., also innerhalb 1 Stunde, sind 25,3 ccm Magensaft gesammelt worden.

Aus diesem Versuche folgt, dass der Extrakt, aus der nicht im Thermostat gehaltenen Bauchspeicheldrüse vorbereitet, schwächer wirkt als ein Extrakt, welcher mit HCl nach vorhergehendem Verweilen der Drüse im Thermostaten hergestellt wurde. Wenn man aber die in der Mehrzahl der Versuche deutlich zutage tretende Tatsache berücksichtigt, dass die Quantität des ausgeschiedenen Magen-

saftes im proportionellen Verhältnisse zu den im Extrakte vorhandenen organischen Bestandteilen sich befindet, so besteht in der Wirkung beider Extrakte eigentlich keine Differenz. In dem Extrakte aus der im Thermostat gehaltenen Bauchspeicheldrüse finden sich 3,2 % organische Bestandteile, wogegen der Extrakt aus dem sofort mit $\frac{N}{10}$-HCl extrahierten Pankreas 2,2 % organische Bestandteile enthält. Auf 1 g organischer Bestandteile entfällt in beiden Fällen beinahe dieselbe Menge des ausgeschiedenen Magensaftes: im ersten 0,88 ccm, im zweiten 0,83 ccm. Die im Thermostat gehaltene Bauchspeicheldrüse wird sehr leicht zu einer homogenen, halbflüssigen Masse, aus welcher in den Extrakt mehr organische Bestandteile übergehen als aus der gleich mit $\frac{N}{10}$-HCl extrahierten Drüse.

Das in den Extrakten enthaltene Trypsin schwächt die Wirkung der Extrakte nicht ab; der Magensaft aber setzt die Wirksamkeit der Extrakte in deutlicher Weise herab. Nach Einführung von 15 ccm des der Wirkung des Pepsins nicht unterzogenen Darmextraktes (Vers. XVIII und XIX) werden 70,5 ccm Magensaft ausgeschieden; im Gegenteil dazu werden nach Einführung von 15 ccm desselben, durch 2 Tage mit Pepsin vorbehandelten Extraktes nur 25,3 ccm, d. h. beinahe dreimal weniger, Magensaft ausgeschieden.

In der Verfolgung der Frage nach der chemischen Natur des wirksamen Körpers der Extrakte war es das Nächstliegende, zu entscheiden, ob dieser Körper nicht mit dem Vasodilatin identisch ist. Auf Grund der Versuche mit intravenöser Einführung der Extrakte habe ich behauptet, dass dieser Körper nicht das Vasodilatin sein kann. Einen weiteren physiologischen Beweis bildet der Versuch XVII; das Vasodilatin findet sich in Pepton Witte; nach Einführung von 20 ccm einer 5 %igen Pepton-Witte-Lösung erfolgt keine Sekretion (Vers. XVII). Die Bedeutung dieses Versuches wird dadurch abgeschwächt, dass sich im Pepton Witte sehr viele Albumosen befinden, welche möglicherweise das Vasodilatin einhüllen und auf diese Weise wie mechanisch seine Resorption in die Blutbahn verhindern.

Dieses Bedenken habe ich durch folgende Überlegung und entsprechenden Versuch zerstreut: Falls die Albumosen in Wirklichkeit die ihnen oben zugeschriebene Rolle spielen, muss ihre hemmende Wirkung auch dann voll zur Geltung kommen, wenn zum Pepton Witte, ein, die Sekretion des Magensaftes sicher und deutlich hervor-

rufende Menge des Extraktes hinzugefügt wird. Um mich davon zu überzeugen, habe ich folgendes Experiment ausgeführt.

Versuch XXII. 12. November 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 16 kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
Bis 8h 45′ sind 2½ ccm neutral reagierender Flüssigkeit gesammelt worden. Subkutane Einführung von 1,0 g Pepton Witte, gelöst in 16 ccm Wasser (entspricht 20 ccm einer 5 %igen Pepton-Witte Lösung) + 4 ccm des Darmextraktes.

Um	8h 50′	0,3	ccm	Flüssigkeit von neutraler Reaktion
„	8h 55′	0,3	„	
„	9h 00′	0,7	„	Magensaft
„	9h 05′	1,5	„	„
„	9h 10′	11,5	„	„
„	9h 15′	9,0	„	„
„	9h 20′	9,0	„	„
„	9h 25′	7,0	„	„
„	9h 30′	8,0	„	„
„	9h 35′	6,0	„	„
„	9h 40′	5,0	„	„
„	9h 45′	4,5	„	„
„	9h 50′	4,0	„	„
„	9h 55′	4,0	„	„
„	10h 00′	2,0	„	„
„	10h 05′	2,0	„	„
„	10h 10′	1,5	„	„
„	10h 15′	1,0	„	„
„	10h 20′	0,6	„	„

In 1 Stunde und 10 Min. sind 77,6 ccm Magensaft ausgeschieden worden; unter dem Einflusse derselben Menge des Darmextraktes an demselben Hunde sind im Versuche XXIII am 10. November 73 ccm, d. i. beinahe die gleiche Menge Magensaft ausgeschieden worden.

Um 10h 25′ 0,2 ccm Magensaft. In die linke Lumbalgegend werden 4 ccm des alkoholischen Filtrates aus dem Darmextrakte eingeführt, welcher in folgender Weise vorbereitet wurde: Zu 600 ccm absoluten Alkohols wurden 100 ccm Darmextrakt hinzugefügt, filtriert und der Alkohol vom Filtrate in Vakuo abdestilliert

„	10h 30′	1,0	„	„
„	10h 35′	4,0	„	„
„	10h 40′	9,0	„	„
„	10h 45′	18,0	„	„
„	10h 50′	15,0	„	„

Um	10 h	55′	15,0	ccm Magensaft
„	11 h	00′	13,0	„ „
„	11 h	05′	11,0	„ „
„	11 h	10′	11,0	„ „
„	11 h	15′	11,0	„ „
„	11 h	20′	6,0	„ „
„	11 h	25′	8,0	„ „
„	11 h	30′	7,0	„ „
„	11 h	35′	2,0	„ „
„	11 h	40′	2,5	„ „
„	11 h	45′	1,0	„ „
„	11 h	50′	0,3	„ „

Innerhalb 1 Stunde 20 Min. wurden 134,8 ccm Magensaft, d. h. beinahe zweimal soviel als nach Einführung von 4,0 ccm des mit Alkohol nicht vorbehandelten Extraktes ausgeschieden.

Aus diesem Versuche folgt, dass die Albumosen die ihnen zugeschriebene Wirkung nicht entfalten. Man kann also mit Bestimmtheit behaupten, dass das Vasodilatin nicht den wirksamen Körper subkutan eingeführter Extrakte bildet. Dieser Versuch zeigt ferner, dass durch die Hinzufügung von 6,0 ccm absoluten Alkohols auf 1,0 ccm des Extraktes die Wirkung dieses letzteren verstärkt wird, möglicherweise dadurch, dass die den wirksamen Körper bindenden Eiweisskörper entfernt werden, mit anderen Worten, durch Befreiung des Extraktes vom Übermaass an verschiedenen kolloidalen Körpern. Die chemische Untersuchung zeigt aber, dass nach Vorbehandlung des Extraktes mit Alkohol in der Zusammensetzung des Extraktes keine bedeutenden quantitativen Veränderungen auftreten. Der Extrakt enthält vor der Behandlung mit Alkohol:

feste Bestandteile	8,926 %
organische Bestandteile	6,276 %
anorganische Bestandteile	2,650 %

Nach der Behandlung mit Alkohol enthält derselbe Extrakt:

feste Bestandteile	8,76 %
organische Bestandteile	6,20 %
anorganische Bestandteile	2,56 %

Man muss also vermuten, dass durch die Vorbehandlung mit Alkohol im Extrakte nur qualitative Veränderungen auftreten, welche möglicherweise darin bestehen, dass der wirksame Körper frei und in einen Zustand übergeführt wird, in dem er sofort seine Wirkung entfalten kann.

Das Ergebnis des letzten Versuches hat mich veranlasst, den Extrakt noch einmal mit Alkohol zu bearbeiten. Ich habe das in folgender Weise ausgeführt: Zu 600,0 ccm absoluten Alkohols wurden 100,0 ccm Extrakt hinzugefügt und filtriert; nach dem Abdestillieren des Alkohols in Vakuo wurde das Filtrat auf 50,0 ccm aufgefüllt und in 600,0 ccm Alkohol hineingegossen, da ich vermutete, dass verschiedene Verunreinigungen aus dem mehr konzentrierten Filtrate leichter entfernt werden können. Nach neuerlicher Filtrierung wurde wiederum der Alkohol in Vakuo abdestilliert und das Filtrat auf das Volumen von 100,0 ccm aufgefüllt. Die Analyse dieses, auf die oben beschriebene Weise vorbereiteten Extraktes ergab:

feste Bestandteile	5,16 %
organische Bestandteile	3,40 %
anorganische Bestandteile	1,76 %

Versuch XXIV. 14. November 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 16 kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 7h 50′ Anfang der Beobachtung
Bis 8h 55′ erfolgt keine Sekretion. Subkutane Einführung von 4 ccm des bereits in den Versuchen XXII und XXIII verwendeten Darmextraktes, welcher jedoch diesmal in oben beschriebener Weise, zweimal mit absolutem Alkohol bearbeitet wurde

Um	9h 10′	Anfang der Sekretion
„	9h 15′	3,5 ccm Magensaft
„	9h 20′	16,5 „ „
„	9h 25′	24,0 „ „
„	9h 30′	6,0 „ „
„	9h 35′	16,0 „ „
„	9h 40′	3,0 „ „
„	9h 45′	9,0 „ „
„	9h 50′	2,5 „ „
„	9h 55′	2,0 „ „
„	10h 00′	2,0 „ „
„	10h 05′	1,0 „ „
„	10h 10′	0,5 „ „

Innerhalb 1 Stunde sind 86 ccm Magensaft ausgeschieden worden; unter dem Einflusse des mit Alkohol nicht vorbehandelten Extraktes (subkutane Einführung derselben Menge) sind im Versuche XXIII 73,0 ccm und im Versuche XXII 77,6 ccm sezerniert worden.

Die dreimalige Behandlung des Extraktes mit Alkohol auf oben beschriebene Weise schwächt seine Wirksamkeit derart ab, dass die nach subkutaner Einführung erfolgende Sekretion, wie der Versuch XXV beweist, sehr geringfügig ist.

Versuch XXV. 17. November 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 16 kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
Bis 10h 00′ erfolgt keine Sekretion. Die Reaktion ist alkalisch. Es werden nun 4,0 ccm des dreimal mit absolutem Alkohol behandelten Extraktes eingeführt. Dieser Extrakt enthält 2,43 % feste, 1,36 % organische und 1,07 % anorganische Bestandteile

Um 10h 20′ Anfang der Sekretion
„ 10h 25′ 1,8 ccm Magensaft
„ 10h 30′ 1,5 „ „
„ 10h 35′ 2,2 „ „
„ 10h 40′ 2,0 „ „
„ 10h 45′ 0,3 „ „
„ 10h 50′ 0,5 „ „

In 30 Min. sind 8,3 ccm Magensaft ausgeschieden worden, d. i. zehnmal weniger als im vorigen Versuche unter dem Einflusse des nur zweimal mit absolutem Alkohol behandelten Extraktes. Es ist auch auffallend, dass die Menge organischer Bestandteile in dem dreimal mit Alkohol behandelten Extrakte viel kleiner ist (1,36 %) im Vergleiche mit dem Extrakte, welcher nur einer zweimaligen Behandlung unterzogen wurde (3,4 %), und zwar zweieinhalbmal.

In Fortsetzung der letzten Experimente habe ich weiterhin versucht, den Trockenrückstand von Organextrakten mit Alkohol zu extrahieren. Der Extrakt wurde in einer Hofmeister'schen, mit feinstem Sand gefüllten Schale im Wasserbade langsam abgedampft, dann genau pulverisiert und das Pulver in der Temperatur von 90° C. getrocknet. In ein dickwandiges Glasgefäss gebracht, wurde nun das Pulver mit absolutem Alkohol im Schüttelapparate einige Stunden lang geschüttelt. Nach Abfiltrieren habe ich den Alkohol aus dem Filtrate in Vakuo abgedampft, den Rückstand in Wasser gelöst und auf das ursprüngliche Volumen ergänzt (1). Der nach dem Abfiltrieren des Alkohols im Glasgefässe verbleibende Rückstand wurde auch mit Wasser behandelt, der Alkohol verjagt, auf das ursprüngliche Volumen ergänzt und zu den Versuchen verwendet (2).

Die Ergebnisse der Prüfung auf diese Weise gewonnener Extrakte veranschaulichen die folgenden Versuche XXVI und XXVII.

Versuch XXVI. 7. November 1913.

Hund „Kudlaty". Gewicht 16 kg.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
Bis 9h 20′ keine Sekretion. Reaktion alkalisch. Subkutane Einführung von 20,0 ccm eines alkoholischen, auf obige Weise (vgl. 1) gewonnenen Extraktes (Filtrat); das

Präparat ist aus dem bereits am 13. Oktober an demselben Hunde geprüften Pylorusextrakte, durch Ausschütteln des Trockenrückstandes mit absolutem Alkohol 15 Stunden lang hergestellt worden

Um	9h 35′	Anfang der Sekretion	
„	9h 40′	3,5 ccm	Magensaft
„	9h 45′	5,0 „	„
„	9h 50′	4,5 „	„
„	9h 55′	7,0 „	„
„	10h 00′	4,0 „	„
„	10h 05′	4,0 „	„
„	10h 10′	3,5 „	„
„	10h 15′	4,0 „	„
„	10h 20′	1,5 „	„
„	10h 25′	2,0 „	„
„	10h 30′	1,8 „	„
„	10h 35′	1,7 „	„
„	10h 40′	0,5 „	„
„	10h 45′	2,0 „	„
„	10h 50′	1,0 „	„
„	10h 55′	0,7 „	„
„	11h 00′	0,5 „	„

Die Gesamtmenge des in 1 Stunde 25 Min. ausgeschiedenen Magensaftes beträgt 47,2 ccm; nach Einspritzung gleicher Menge desselben Extraktes, jedoch ohne dass er mit Alkohol behandelt wurde, sind innerhalb 2 Stunden 40 Min. beinahe 350 ccm Magensaft, also etwa siebenmal soviel, gesammelt worden.

Um 11h 00′ subkutane Einspritzung von 20 ccm des wässerigen, aus dem Rückstande nach Abfiltrierung des Alkohols gewonnenen Auszugs (vgl. oben sub 2)

„	11h 05′	0,5 ccm	Magensaft
„	11h 10′	0,7 „	„
„	11h 15′	0,8 „	„
„	11h 20′	0,5 „	„
„	11h 25′	0,5 „	„
„	11h 30′	0,5 „	„
„	11h 35′	0,5 „	„
„	11h 40′	0,5 „	„

Dieser Versuch ergibt, dass der absolute Alkohol einen bedeutenden Teil des wirksamen Körpers vernichtet; in den alkoholischen Extrakt geht kaum ein Siebentel dieses Körpers über.

Versuch XXVII. 26. November 1913.

Hund „Kudlaty“. Gewicht 17 kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

In diesem Versuche wurde der alkoholische Schüttelauszug aus dem mehrmals schon verwendeten (vgl. Versuch vom 10. und 12. November 1913) Darmextrakte hergestellt, auf seine Wirksamkeit geprüft.

Um 8h 00′ Anfang der Beobachtung
„ 8h 55′ keine Sekretion. Reaktion alkalisch. Subkutane Einspritzung von 20,0 ccm des erwähnten alkoholischen Schüttelauszuges
„ 9h 05′ Anfang der Sekretion
„ 9h 10′ 1,5 ccm Magensaft
„ 9h 15′ 7,0 „ „
„ 9h 20′ 9,5 „ „
„ 9h 25′ 8,0 „ „
„ 9h 30′ 7,5 „ „
„ 9h 35′ 4,5 „ „
„ 9h 40′ 2,8 „ „
„ 9h 45′ 2,3 „ „
„ 9h 50′ 1,0 „ „
„ 9h 55′ 1,0 „ „
„ 10h 00′ 0,5 „ „
„ 10h 05′ 0,5 „ „

In 1 Stunde sind 46,5 ccm Magensaft gesammelt worden; diese Menge entspricht ungefähr der Hälfte der Saftmenge, welche im Versuche XXII (am 12. November) an demselben Hunde nach Einspritzung fünfmal kleinerer Menge des gleichen Extraktes gewonnen wurde. Bei der Ausschüttelung mit Alkohol ist der neunte bis zehnte Teil des wirksamen Körpers verlorengegangen.

Die chemische Untersuchung des Extraktes ergab:

	Vor der Ausschüttelung mit Alkohol	Nach der Ausschüttelung mit Alkohol
Feste Bestandteile . . .	8,926 %	1,86 %
Organische Bestandteile .	6,276 %	1,60 %
Anorganische „ .	2,650 %	0,26 %

Von den organischen Bestandteilen, unter welchen der wirksame Körper sich befindet, ist kaum der vierte Teil in den Alkohol übergegangen.

Durch Ausschüttelung mit wasserfreiem Methylalkohol gelingt es auch nicht, den wirksamen Körper zu extrahieren; Versuch XVI am beiderseits vagotomierten Hunde „Nerus“ (am 9. Juli 1913) zeigt, dass auch hier ein bedeutender Teil des wirksamen Körpers während der Extraktion verloren geht. In dem oben bereits erwähnten Versuche wurden 13,0 ccm eines mittels Methylalkohol hergestellten Schüttelauszuges aus dem Fundusextrakte subkutan eingespritzt und danach innerhalb 1 Stunde 15 Min. kaum 1,8 ccm Magensaft gewonnen; unter dem Einflusse gleicher Menge desselben, jedoch mit Methylalkohol nicht behandelten Extraktes sind 34,1 ccm

Magensaft, d. i. dreimal mehr, ausgeschieden worden (Vers. VIII an demselben vagotomierten Hunde am 5. Juli 1913).

Die chemische Zusammensetzung des Extraktes wird durch die Ausschüttelung mit Methylalkohol bedeutend verändert; die folgende Zusammenstellung des Ergebnisses der chemischen Untersuchung des Fundusextraktes, vor und nach Ausschüttelung mit Methylalkohol, zeigt ausgesprochene Unterschiede in der Zusammensetzung beider Präparate:

	Vor der Ausschüttelung mit Methylalkohol	Nach der Ausschüttelung mit Methylalkohol
Feste Bestandteile . . .	2,720 %	0,902 %
Organische Bestandteile .	1,866 %	0,836 %
Anorganische „ .	0,855 %	0,066 %

Die Quantität des wirksamen Körpers wird noch am wenigsten durch die Fällung mit kolloidalem Eisen verändert; auf 100 ccm des 8,926 % feste Bestandteile enthaltenden Darmextraktes habe ich zur vollständigen Fällung 200,0 ccm des kolloidalen Eisens gebraucht. Das gewonnene Filtrat enthielt 4,62 % feste Bestandteile.

Versuch XXX. 11. November 1913.

Hund „Czarny". Gewicht 10½ kg; mit Magen- und Duodenalfistel.

Um 7h 50′ Anfang der Beobachtung. Bis 9h 05′ erfolgt keine Sekretion. Subkutane Einführung von 2½ ccm eines mit kolloidalem Eisen gefällten Darmextraktes (mit 4,62 % fester Bestandteile)

„ 9h 20′ Anfang der Sekretion
„ 9h 25′ 3,0 ccm Magensaft
„ 9h 30′ 3,5 „ „
„ 9h 35′ 4,0 „ „
„ 9h 40′ 3,5 „ „
„ 9h 45′ 4,0 „ „
„ 9h 50′ 3,5 „ „
„ 9h 55′ 2,0 „ „
„ 10h 00′ 2,0 „ „
„ 10h 05′ 1,0 „ „
„ 10h 10′ 1,0 „ „
„ 10h 15′ 0,8 „ „
„ 10h 20′ 0,6 „ „
„ 10h 25′ 0,2 „ „

Die Sekretion dauerte 1 Stunde; es wurden in dieser Zeit 29,1 ccm Magensaft ausgeschieden, d. i. mehr als die Hälfte dieser Saftmenge, welche nach Einspritzung von 2½ ccm mit kolloidalem Eisen nicht behandelten Darmextraktes gewonnen wurde.

Nach Fällung des Extraktes mit Phosphorwolframsäure erhält man kaum den vierten Teil des wirksamen Körpers wieder. Der nach Fällung mit Phosphorwolframsäure entstehende Niederschlag wird mittels $Ba(OH)_2$ zerlegt, Barium mittels H_2SO_4 und diese wiederum mittels Soda entfernt. Die Prüfung der Wirksamkeit eines auf obige Weise hergestellten Präparates aus dem zu dem Versuche XXX bereits verwendeten Darmextrakte, ist an demselben Hunde „Czarny“ ausgeführt worden.

Versuch XXXI.

Um 7 h 40′ Anfang der Beobachtung
Bis 8 h 25′ erfolgt keine Sekretion. Subkutane Einspritzung von 2½ ccm der Lösung, welche aus dem Niederschlage nach Fällung mittels Phosphorwolframsäure hergestellt wurde.
Um 8 h 35′ Anfang der Sekretion
„ 8 h 40′ 1,2 ccm Magensaft
„ 8 h 45′ 2,8 „ „
„ 8 h 50′ 3,5 „ „
„ 8 h 55′ 2,5 „ „
„ 9 h 00′ 2,0 „ „
„ 9 h 05′ 1,5 „ „
„ 9 h 10′ 0,7 „ „
„ 9 h 15′ 0,6 „ „
„ 9 h 20′ 0,7 „ „
„ 9 h 25′ 0,6 „ „

Innerhalb 50 Minuten sind 16,1 ccm Magensaft gesammelt worden; diese Quantität entspricht beinahe der Hälfte derjenigen Menge, welche nach Einspritzung des mit kolloidalem Eisen gefällten Extraktes gewonnen wurde, und dem vierten Teile der nach Einführung des ursprünglichen Extraktes ausgeschiedenen Saftmenge. Die chemische Zusammensetzung des Extraktes vor und nach der Fällung mit Phosphorwolframsäure weist bedeutende Unterschiede auf:

	Vor der Fällung mit Phosphorwolframsäure	Nach der Fällung mit Phosphorwolframsäure
Feste Bestandteile . . .	8,926 %	1,95 %
Organische Bestandteile . .	6,276 %	1,60 %
Anorganische „ . . .	2,670 %	0,35 %

Es ergibt sich also, dass nach Fällung mit Phosphorwolframsäure nur der vierte Teil ursprünglich vorhandener organischer Bestandteile in dem Extrakte zurückbleibt, und dementsprechend ist auch die Wirkung nach der Fällung viermal schwächer.

Der wirksame Körper wird durch das Sublimat nicht gefällt, was sich aus dem Versuch XXXII am beiderseits vagotomierten Hunde „Nerus“ (11. Juli 1913) ergibt; nach Einführung von 20,0 ccm einer Lösung, welche aus dem Sublimatniederschlage nach Entfernung des Hg und Neutralisierung hergestellt worden ist, trat keine Ausscheidung des Magensaftes auf.

Als Ergänzung der Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften des wirksamen Körpers der Organextrakte kann auch hinzugefügt werden, dass dieser Körper in den wasserfreien Äther und Chloroform nicht übergeht. Damit schliessen die Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften des wirksamen Körpers der Extrakte ab. Diese Untersuchungen haben den wirksamen Körper nicht zu isolieren vermocht, haben aber viele seiner Eigenschaften entdeckt, welche in Hinkunft den Ausgangspunkt zur Gewinnung des Körpers in reinem Zustande bilden dürften. Insbesondere betrachte ich als Ausgangspunkt für weitere chemische Untersuchungen die nachgewiesene Tatsache, dass die Extrakte durch Füllung mit kolloidalem Eisen ohne grössere Verluste an wirksamen Körper gereinigt werden können, dass dieser Körper bei Fällung des Extraktes mit Phosphorwolframsäure in den Niederschlag übergeht, und dass er bei weiterer vorsichtiger Behandlung mit 80—85 % Äthylalkohol gewonnen werden kann.

Es ist auch für uns wichtig, festgestellt zu haben, dass der wirksame Körper nicht mit dem Vasodilatin identisch ist, was sich in erster Reihe aus den oben angeführten physiologischen Versuchen ergibt. Man könnte an das Cholin denken, dessen Anwesenheit in den Organextrakten nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern sogar sehr wahrscheinlich ist. Gegen das Cholin spricht aber die Tatsache, dass nach subkutaner Einführung des reinen Präparates die Sekretion des Magensaftes nicht erfolgt, und auch die chemische Eigenschaft des Cholins, dass es sich im absoluten Alkohol gut löst und in ihm nicht zerfällt. Die Zerfallsprodukte des Cholins können auf Grund der Tatsache nicht in Betracht kommen, dass das Atropin ihre Wirkung aufhebt, was in meinen Versuchen nicht der Fall war. Die erwähnten Zerfallsprodukte regen schliesslich sehr energisch die Sekretion des Speichels an und verursachen die Verlangsamung des Herzschlages, was ich bei meinen Experimenten nie beobachten konnte.

Es ist also sehr naheliegend, dass wir mit einem neuen, bisher nicht bekannten Körper zu tun haben, und es bleibt den weiteren Untersuchungen vorbehalten, festzustellen, ob diese Vermutung die

richtige ist. Das wichtigste Ergebnis vorliegender Arbeit ist die bisher in der Physiologie einzig dastehende Tatsache, dass ein Körper sich nur bei subkutaner Einführung wirksam zeigt. Es ist zwar aus den Untersuchungen von Popielski[1]) bekannt, dass manche Körper wie Morphin, Dionin, Atropin und Kokain, bei intravenöser Einführung solche Symptome hervorrufen, welche nach subkutaner Einspritzung nicht auftreten; ihre eigentliche Wirkung aber offenbart sich deutlich sowohl bei der subkutanen, als auch bei der intravenösen Einführung. Die Symptome, welche nur nach intravenöser Einführung von Morphium auftreten, bilden einen Symptomenkomplex, welcher mit den nach intravenöser Einführung des Vasodilatins auftretenden Symptomen identisch ist. Dieses komplizierte Bild der Symptome ist durch die Untersuchungen von Popielski aufgeklärt.

Zum ersten Male stossen wir aber in der Physiologie auf die Tatsache, dass die subkutane Einführung eine energische, die intravenöse hingegen gar keine Wirkung (gegebenenfalls auf die Magendrüsen) ausübt. Über die Ursache dieses Phänomens sind wir bis jetzt nur auf Vermutungen angewiesen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass im subkutanen Gewebe aus dem eingeführten Extrakte sich entweder ein Körper neu bildet oder von den im Extrakte vorhandenen zusammengesetzten Körpern ein neuer Körper von einfacherer chemischer Struktur loslöst. Auf einen, sich im subkutanen Gewebe abspielenden chemischen Prozess können wir daraus schliessen, dass zwischen der Einspritzung des Extraktes und dem Anfange der Sekretion ein Zeitraum von 10—15 Minuten liegt. Der neu entstehende Körper übt auf die Magendrüsen einen mächtigen Reiz aus, mit welchem kaum der psychische, bei der Scheinfütterung des Tieres entstehende, verglichen werden kann.

Im Versuche am Hunde „Kudlaty“ (31. Oktober 1913) nach Einführung von 20,0 ccm des 4,1 % organischer Bestandteile enthaltenden Extraktes haben wir im Verlaufe von 2 Stunden 14 Min. die kolossale Menge von 350,0 ccm Magensaft gewonnen. Bei demselben Hunde (17. Februar 1914) nach der Fütterung mit 250 g Fleisch sind in 2 Stunden 300,0 ccm Magensaft, also etwas weniger als nach Einspritzung des Extraktes, ausgeschieden worden. Nach Fütterung mit 200,0 g Brot und 400 ccm Wasser (9. Dezember 1913) sind in

1) Popielski, Erscheinungen bei direkter Einführung von chemischen Körpern in die Blutbahn. Zentralbl. f. Physio. Bd. 24 H. 24. 1910.

$2^1/_2$ Stunden 139 ccm Magensaft, nach 200 g Brot und 800 ccm Wasser (13. Dezember 1913) in $2^1/_2$ Stunden 165 ccm Magensaft ausgeschieden worden.

Die Wirksamkeit des in den Organextrakten enthaltenen Körpers ist sehr gross. Bei subkutaner Einführung von 20 ccm des Extraktes (31. Oktober 1913) sind $\frac{4,1}{5} = 0,82$ organische Bestandteile eingeführt worden. Auf 1 kg des Gewichtes entfallen 0,048 organische Substanzen, unter welchen den grösseren Teil sicher die Verunreinigungen bilden. Auf diese Einspritzung hin haben wir eine kolossale Sekretion des Magensaftes erhalten wenn wir diese Zahl verdoppeln, bekommen wir $350 \cdot 2 = 700$ ccm Magensaft, also eine Saftmenge, welche um vieles die bei der Scheinfütterung beobachteten Saftmengen überschreitet. Diese Folgerung ist deswegen berechtigt, weil die Menge des ausgeschiedenen Magensaftes in der Mehrzahl der Fälle zu der Menge organischer Bestandteile der Extrakte proportionell ist. Wir können also behaupten, dass in den Extrakten sich ein mächtiger Erreger für die Magendrüsen befindet.

Das zweite wichtige Ergebnis vorliegender Untersuchungen ist der erbrachte Nachweis, dass die Eigenschaft, die Sekretion des Magensaftes anzuregen, nicht für den Extrakt irgendeines Organes spezifisch ist, sondern dass die Extrakte aller von mir verwendeten Organe (Schleimhaut des Pylorus, Fundus, Magenmuscularis, Bauchspeicheldrüse, Dünn- und Dickdarm) dieselbe Wirkung haben. Es ist sehr wahrscheinlich, dass überhaupt alle Organextrakte die gleiche Eigenschaft besitzen.

(Aus dem pharmakologischen Institut der Universität und dem Kriegsspital der Finanzinstitute Budapest.)

Die physikalisch-chemische Theorie der Narkose.

Von

Dr. **Julius Vészi,**
Privatdozent für Physiologie in Bonn.

(Mit 1 Textfigur.)

Seit alter Zeit hat die Frage nach dem Mechanismus der Narkose das Denken der Physiologen und Pharmakologen lebhaft beschäftigt. Das ist auch sehr leicht verständlich: ist doch die Narkose eine Giftwirkung, deren praktische Wichtigkeit kaum ihresgleichen hat. Diese rege experimentelle und kritische Tätigkeit hat auch zu Anschauungen über den Mechanismus der Narkose, zu Narkosetheorien geführt, die die Wirkung der Narkotika verständlich zu machen suchen. Im folgenden sollen nun einerseits die bisher vorliegenden Narkosetheorien experimentell und kritisch behandelt werden, anderseits soll der Grundriss einer neuen, auf Grund von physikalisch-chemischen Betrachtungen gewonnenen Theorie der Narkose gegeben werden.

Von der Behandlung der älteren Narkosetheorien, deren Diskussion sich heute wohl erübrigt, wollen wir hier absehen. Eine gute Zusammenstellung derselben ist in Overton's vorzüglichem Buch zu finden.

Eine fundamentale Tatsache, deren Behandlung und Erklärung in jeder Theorie der Narkose einen wesentlichen Punkt bilden sollte, ist die von E. Overton[1]) und Hans Meyer[1]) experimentell gefundene Regel, nach welcher die narkotische Wirkung verschiedener

1) Overton, Studien über die Narkose. Jena 1901. — H. Meyer, Zur Theorie der Alkoholnarkose. Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 42. 1899.

Narkotika den Verteilungskoeffizienten derselben zwischen Fett und Wasser symbat ist. Immer gelangt das Narkotikum in wässeriger Lösung zu der Zelle. Haben wir zwei Narkotika N_1 und N_2, und nennen wir ihre Konzentrationen im wässrigen Medium der Zelle c_{N_1W} und c_{N_2W}, so ist N_1 „stärker", wenn es bei einer geringeren Konzentration im wässerigen Medium, d. h. bei einem geringeren c_{N_1W} dieselbe Wirkung hervorruft, welche N_2 bei einer grösseren Konzentration, d. h. erst bei einem grösseren c_{N_2W} hervorzurufen imstande ist. Nennen wir die Konzentrationen im wässerigen Medium, welche eben genügen, um eine narkotische Wirkung hervorzurufen, die „Schwellenkonzentration" c_{N_1S} resp. c_{N_2S}, so ist N_1 ein stärkeres Narkotikum, wenn $c_{N_1S} < c_{N_2S}$. Nennen wir nun den Verteilungskoeffizienten von N_1, d. h. das Verhältnis der Löslichkeit von N_1 in Fett zu seiner Löslichkeit im Wasser v_{N_1} und den Verteilungskoeffizienten von N_2 v_{N_2}, so ist nach der Meyer-Overton'schen Regel N_1 stärker als N_2 oder $c_{N_1S} < c_{N_2S}$, wenn $v_{N_1} > v_{N_2}$. Je grösser also die Fettlöslichkeit eines Narkotikums im Verhältnis zu seiner Wasserlöslichkeit ist, um so stärker wirkt es narkotisch.

In der Tat haben wir hier eine fundamentale Tatsache vor uns: die Wirkung eines Giftes steht im engsten Zusammenhang mit einer physikalisch-chemischen Konstante des Giftstoffes! Wie wir später sehen werden, muss diese Regel einen integrierenden Bestandteil unserer Anschauungen über den physikalisch-chemischen Mechanismus der Narkose bilden.

Obwohl nun die Overton-Meyer'sche Regel eine so ausserordentlich interessante und wichtige Beziehung enthält, ist sie bezüglich ihrer Bedeutung für die Theorie der Narkose sehr verschieden gewertet worden. Overton selbst hält sie für eine grundlegende Tatsache in bezug der Wirkung des Narkotikums. Andere wieder haben die Anschauung vertreten, die Fettlöslichkeit des Narkotikums sei nur eine Vorbedingung dazu, damit das Narkotikum in die Zelle gelange, habe aber mit der eigentlichen Wirkung wenig oder nichts zu tun.

Lassen wir vorläufig die Diskussion dieser Frage, auf die wir später bei der physikalich-chemischen Betrachtung der Narkosewirkung noch zurückkommen werden, und wenden wir uns anderen Gedankengängen zu, welche — aus ganz anderen Betrachtungen gewonnen — sich mit dem Mechanismus der Narkose beschäftigen.

Auf Grund von experimentellen Untersuchungen, die in seinem

Laboratorium ausgeführt wurden, kam Verworn[1]) zu dem Schluss, dass die lähmende Wirkung der Narkotika dadurch zustande kommt, dass in Anwesenheit des Narkotikums die Oxydationsvorgänge in der Zelle verlangsamt, resp. sistiert werden. Der Grundversuch war folgender[2]): Bei einem mit Strychnin vergifteten Frosch wird die Zirkulation durch eine künstliche Durchspülung mit physiologischer Kochsalzlösung, die sauerstofffrei gemacht wurde, ersetzt. Infolge der erregbarkeitssteigenden Wirkung des Strychnins auf die sensiblen Ganglienzellen des Rückenmarks bekommt der Frosch starke Krämpfe. Wenn die Durchspülungsflüssigkeit sauerstofffrei ist, werden die Krämpfe mit der Zeit immer schwächer, bis sie schliesslich ganz schwinden. Der Frosch liegt regungslos da und kann auch durch äussere Reize nicht mehr erregt werden. Dies ist die Folge des Sauerstoffmangels in den Ganglienzellen. Wenn wir nun eine sauerstoffhaltige Lösung durchspülen, so kehrt die Erregbarkeit in kurzer Zeit wieder zurück. Es treten auch spontane Krämpfe auf. Wir können nun wieder sauerstofffreie Lösung durchspülen, wobei die Erregbarkeit wieder allmählich abnimmt. Wenn wir nun diesen Versuch wiederholen, es aber so einrichten, dass wir die Ganglienzellen gleichzeitig mit der Darbietung des Sauerstoffes narkotisieren, so finden wir, dass die Ganglienzellen in Anwesenheit des Narkotikums den dargebotenen Sauerstoff nicht ausnützen können, denn die Erregbarkeit kehrt in diesem Fall nach Sauerstoffzufuhr nicht zurück. Der Versuch wurde später an erstickten Nerven wiederholt und führte zu demselben Ergebnis[2]).

Die narkotisierte Ganglienzelle und der narkotisierte Nerv können also den Sauerstoff in der Narkose nicht ausnützen, auch wenn in ihnen — infolge der vorhergehenden Erstickung — ein starker „Sauerstoffhunger“ herrscht.

Die Richtigkeit dieses Satzes ist wohl nicht zu bezweifeln. Die Versuche beweisen in der Tat, dass in der Narkose die Sauerstoffzufuhr unwirksam war. Ist es aber auch durch die Versuche unzweideutig bewiesen, dass der Lähmung der Oxydationsvorgänge im Mechanismus der Narkose die ausschlaggebende Rolle zukommt?

1) Verworn, Die Narkose. Jena 1912.

2) Winterstein, Zur Kenntnis der Narkose. Zeitrchr. f. allgem. Physiol. Bd. 1. 1902. — Fr. Fröhlich, Zur Kenntnis der Narkose des Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 3. 1904.

Es wäre auf Grund der Versuche, die im Verworn'schen Laboratorium ausgeführt wurden, ebenso möglich, dass die Narkose nicht nur die Oxydation, sondern auch noch eine Reihe anderer Vorgänge in der Zelle lähmt, ja vielleicht alle Reaktionen. Auch in diesem Falle wären der narkotisierte Nerv oder die narkotisierte Ganglienzelle nicht imstande, die infolge des Sauerstoffmangels gesunkene Erregbarkeit bei gleichzeitiger Darbietung des Sauerstoffes und des Narkotikums zu restituieren. In diesem Falle würde aber die Vorzugsrolle der Oxydationsprozesse, auf welche das Narkotikum allein primär wirken sollte, wegfallen.

Diese Theorie ist auch nicht ohne Widerspruch geblieben. Eine gute Übersicht der Gründe, die gegen sie angeführt werden können, findet sich in Winterstein's[1]) Arbeit. Hier wollen wir nur auf eine Tatsache hinweisen, die physiologisch von Bedeutung ist. Der Froschnerv bleibt in reinem Stickstoff mehrere Stunden erregbar, während in einem Luft-Äthergemisch die Erregbarkeit in wenigen Minuten nicht mehr nachweisbar ist. Nach Verworns Ansicht kann der Nerv im sauerstofffreien Medium deshalb noch längere Zeit erregbar bleiben, weil in ihm Reservesauerstoff enthalten ist. Wie sollen wir uns aber diesen Reservesauerstoff vorstellen? Er kann gelöst, adsorbiert oder in lockerer chemischer Bindung vorhanden sein. Der gelöste Sauerstoff muss aber in sehr kurzer Zeit aus dem Nerven herausdiffundieren, wenn wir durch die Kammer, in welcher der Nerv sich befindet, ein Gas durchleiten, in dem der Partialdruck des Sauerstoffs gleich Null ist. Dasselbe gilt für den adsorbierten Sauerstoff. Wäre endlich der Reservesauerstoff in lockerer chemischer Bindung, in einem „Sauerstoffdepot" abgelagert, so müsste er auch nach kurzer Zeit herausdiffundieren. Wir hätten dann nämlich folgenden Fall: die Bindung des Sauerstoffs an das chemische Substrat des Depots wäre eine reversible chemische Reaktion. Der Sauerstoffvorrat des Depots, d. h. die Masse der hypothetischen locker gebundenen Verbindung, wäre dann abhängig von der Konzentration des chemisch nicht gebundenen Sauerstoffs. Wenn wir mit D den hypothetischen sauerstoffbindenden Stoff bezeichnen, hätten wir also folgende Gleichung:

$$D + n\,O_2 \rightleftarrows DO_{2n},$$

1) Winterstein, Beiträge zur Kenntnis der Narkose. Biochem. Zeitschr. Bd. 51. 1913.

wenn ein Molekül D sich mit n Molekülen Sauerstoff zu einem Molekül DO_{2n} verbindet. Für diese chemische Umsetzung gilt aber nach dem Massenwirkungsgesetz:

$$k = \frac{(D)\,(O_2)^n}{(DO_{2n})},$$

wo die eingeklammerten Grössen die Konzentrationen der betreffenden Stoffe bedeuten. Hieraus sieht man, dass bei Abnahme der Konzentration des Sauerstoffs in der Flüssigkeit des Nerven die Verbindung DO_{2n} dissoziieren muss, und dass diese Dissoziation vollkommen wird, wenn die Konzentration des Sauerstoffs in der Lösung gleich O wird. Letzten Endes würde daher auch der so gebundene Sauerstoff in dem den Nerven umgebenden Gas gleich O werden. Eine einfache Überlegung zeigt, dass dasselbe der Fall sein würde, wenn zwischen Depot und dem äusseren Medium des Nerven irgendwo auch eine oder mehrere adsorbierende Oberflächen wären.

Aus dieser kurzen Betrachtung folgt, dass die Annahme, nach welcher der Nerv in reinem Stickstoff stundenlang auf Kosten des Reservesauerstoffs erregbar bleiben könnte, mit unseren physikalisch-chemischen Anschauungen schwer zu vereinbaren ist. Es liegt vielmehr der Gedanke nahe, dass sich im Nerven in dem Stickstoffmedium anoxydative Spaltungen abspielen, welche die für die Erregbarkeit notwendige freie Energie liefern. Durch das Narkotikum könnte die Geschwindigkeit dieser anoxydativen Reaktionen nun ebenso herabgesetzt werden wie die der oxydativen. Dann wäre es erklärt, warum der narkotisierte Nerv so schnell unerregbar wird im Vergleich zum erstickenden Nerven, — ohne dass wir zur Existenz von Reservesauerstoff, die auch von anderen Gesichtspunkten aus bestritten wird, greifen müssten. Wie wir später sehen werden, ist diese Annahme durchaus wahrscheinlich.

In einer Reihe interessanter Untersuchungen zeigte Mannsfeld[1]), dass Sauerstoffmangel und Narkose an verschiedenen Objekten in gleichem Sinne wirken. Indessen beweisen auch seine Untersuchungen nicht, dass den oxydativen Vorgängen eine bevorzugte Rolle im Mechanismus der Narkose zukommt. Dass Narkose und Sauerstoffmangel bei aeroben Wesen zu gleichen oder ähnlichen Endresultaten

1) Mannsfeld, Narkose und Sauerstoffmangel. Pflüger's Arch. Bd. 129, 131, 143.

führen kann, beweist dies jedenfalls durchaus nicht, da man aus der Ähnlichkeit der Wirkung und der gegenseitigen Verstärkung der Wirkung durchaus nicht immer auf eine direkte Analogie im Mechanismus schliessen darf. Ein Beispiel mag angeführt werden. Die Leitungsgeschwindigkeit des Kaltblüternerven wächst mit Erhöhung der Temperatur, auch mit Erhöhung des osmotischen Drucks, natürlich mit beiden nur bis zu einem gewissen Grade. Daraus dürfte man aber weder schliessen, dass die Erhöhung der Temperatur dadurch wirkt, dass der osmotische Druck dabei steigt, noch umgekehrt. Mannsfeld versucht auch, seine Ansicht physikalisch-chemisch zu stützen, indem er annimmt, dass der Sauerstoff durch die Lipoidhülle in die Zelle diffundiert, und dass die Lösungsfähigkeit der Lipoide für Sauerstoff herabgesetzt ist, wenn die Lipoide Narkotikum gelöst haben. Wie nun Winterstein mit Recht betont, ist im allgemeinen nach dem Henry-Dalton'schen Gesetz die Konzentration eines gelösten Gases in einer Lösung nur vom Partialdruck des Gases abhängig, und zwar mit dem Partialdruck proportional. Eine Ausnahme bilden nur die Elektrolyte in Wasser, bei denen eine Hydratbildung der Ionen stattzufinden scheint, wodurch tatsächlich weniger Wasser für die Auflösung des Gases zur Verfügung steht. Dieser Fall liegt aber hier nicht vor. In der Tat konnte Winterstein[1]) zeigen, dass die Versuche E. Hamburger's[2]), die eine geringere Löslichkeit des Sauerstoffs in Lipoiden bei gleichzeitiger Lösung eines Narkotikums zu beweisen schienen, fehlerhaft sind.

Die Narkose der Anaeroben.

Wenn die Lähmung der energetischen Leistungen der Zelle nur dadurch zustande käme, dass in Anwesenheit des Narkotikums die Reaktionsgeschwindigkeit der oxydativen Vorgänge herabgesetzt wäre, so wären anaerobe Lebewesen nicht narkotisierbar. In diesen Systemen spielen sich die energetischen Leistungen nicht auf Kosten von oxydativen Vorgängen, sondern auf Kosten von anderen exothermischen chemischen Reaktionen ab, während die von uns gewöhnlich untersuchten Systeme, wie zum Beispiel das Nervensystem der Aeroben, die Arbeit in der Tat auf Kosten der Oxydationen leisten.

---

1) Winterstein, l. c.

2) E. Hamburger, Narkose und Sauerstoffmangel. Pflüger's Arch. Bd. 143.

Offenbar von ähnlichen Gedanken geleitet, untersuchte bereits Winterstein[1]) die Narkose der Eingeweidewürmer. Er konnte feststellen, dass sie in der Tat narkotisierbar sind.

Ich beschloss nun, Systeme zu untersuchen, bei denen die Möglichkeit, dass die freie Energie aus oxydativen Vorgängen gewonnen wird, gänzlich ausgeschlossen ist. Solche Systeme sind die absolut anaeroben Bakterien.

Als Indikator wählte ich die Eigenbewegung der Bakterien. Die Versuchsmethodik war folgende: Die Bakterien wurden in gewöhnlicher Bouillon oder Traubenzucker-Bouillon (1% Traubenzucker) gezüchtet und in hängendem Tropfen mit Immersion untersucht. Manchmal benutzte ich auch das Kondenswasser von Schrägagarkulturen. Bei der Herstellung des hängenden Tropfens kommt es darauf an, dass der Tropfen die richtige Dichte hat. Man muss genügend viele Bakterien im Gesichtsfeld haben, um auf einmal möglichst viele Individuen beobachten zu können. Anderseits dürfen die Bakterien nicht zu dicht in der Flüssigkeit suspendiert sein, damit sie genügend freie Bahn haben. Ich verwendete grundsätzlich nur Kulturen mit guter Eigenbewegung, in denen die Bakterien durch das ganze Gesichtsfeld durchschwimmen. Beachtet man dieses Moment nicht, so wird man leicht das Opfer von Täuschungen. Die schwache Eigenbewegung der Bakterien, das Zittern und Drehen auf einem Fleck ohne nennenswerte Ortsveränderung kann man nämlich schwer von der Brown'schen Molekularbewegung unterscheiden. Folgendes Verfahren bewährte sich, besonders bei den obligat Anaeroben, die überhaupt sich träger bewegen. Eine Bouillonkultur wird so lange (24—48 Stunden) bebrütet, bis sie eine starke Trübung eventuell auch Bodensatz zeigt. Untersucht man eine solche Kultur im hängenden Tropfen, so ist sie zunächst für die Versuche nicht geeignet. Erstens ist die Bakteriensuspension nämlich zu dicht, um die fortlaufende Bewegung gut beobachten zu können, zweitens ist die Eigenbewegung der Bakterien sehr schwach. Wenn man nun zum hängenden Tropfen mit der Platinoese etwas sterile Bouillon zusetzt, so wird erstens die Dichte der Suspension entsprechend, zweitens fangen alle Bakterien momentan an, mit kräftiger Eigenbewegung durch das Gesichtsfeld zu schwimmen. Dieses Verfahren bewährte sich ganz besonders bei Bacillus oede-

1) Winterstein, l. c.

matis maligni und Bacillus gangraenae emphysematosae sehr gut. Wenn man den Tropfen mit physiologischer Kochsalzlösung statt mit Bouillon verdünnt, tritt diese „Auffrischung" auch auf, doch schien sie mir dann nicht ganz so ausgeprägt zu sein. Es scheint, dass die Abschwächung der Eigenbewegung bei zu grosser Dichte der Suspension weniger dem Mangel an Nährstoffen als der Anhäufung der Stoffwechselprodukte in der Bouillon zuzuschreiben ist. Da der Vorgang reversibel ist, kann man an Selbstnarkose denken, besonders bei Bakterien, die alkoholische Gärung machen.

Die anaeroben Bakterienkulturen stellte ich mit der Pyrogallusmethode an. Nachdem die in einem Reagensglas befindliche Bouillon beimpft ist, wird der Wattestopfen etwas in den Hals des Glases geschoben. Auf die Watte wird Pyrogallussäure in Substanz geschüttet und etwa fünf Tropfen konzentrierte Kalilauge getropft. Dann wird die Öffnung schnell mit einem Korkstopfen geschlossen und mit Siegellack abgedichtet. Die Mischung Pyrogallussäure plus Lauge auf der Watte absorbiert sehr schnell den Sauerstoff aus dem Inhalt des Reagensglases.

Um die Bakterien im hängenden Tropfen narkotisieren zu können, verwendete ich eine Versuchsanordnung, die im wesentlichen der Methodik des Verworn'schen Laboratoriums entspricht, wie sie zum Beispiel Ischikawa[1]) für die Narkose der Protozoen benützt hatte. Ein grosses Glasgasometer enthält reinen Stickstoff, der nach der Methodik des Verworn'schen[2]) Laboratoriums hergestellt ist. Der Stickstoff wird aus dem Gasometer noch durch zwei Waschflaschen geleitet, die ebenfalls mit Sauerstoff absorbierender Ferrosulfatlösung gefüllt sind. Aus diesen kam das Gas in einen Verworn'schen Narkoseapparat, in dem er mit Ätherdämpfen gemischt werden konnte, und von da aus in die Kammer, in welcher der Tropfen hing. Die Kammer, die Ischikawa benützt hatte, eignet sich für Narkose der Bakterien nicht, da sie zu hoch ist und deshalb das Beobachten mit Immersion wegen der grossen Entfernung des Kondensors vom Objektiv nicht gestattet. Ich liess mir daher eine Durchströmungskammer anfertigen, deren Höhe gleich der eines ausgehöhlten Objektträgers

1) Ischikawa, Über die Wirkung der Narkose an Amöben. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 13. 1912.

2) H. v. Baeyer, Das Sauerstoffbedürfnis des Nerven. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 2. 1902.

ist[1]). Auf der oberen Fläche dieser Kammer ist eine runde Öffnung. Der Rand dieser Öffnung wird gut mit Vaseline beschmiert, das Deckglas mit dem hängenden Tropfen aufgelegt und ringsherum gut angedrückt, damit die Vaseline luftdicht abschliesst. Das Zuleitungsrohr der Kammer war mit dem Narkoseapparat, das Ableitungsrohr mit einer Ventilflasche verbunden. Um auch Luft durchleiten zu können, war vor dem Narkoseapparat ein kurzes T-Rohr angebracht, von dessen Schenkeln der eine zu den erwähnten Waschflaschen resp. zum Stickstoffgasometer, der andere zu einer mit Wasser gefüllten Waschflasche resp. zu einem Luftgasometer führte. So konnte also nach Belieben Luft, Stickstoff, Luft + Ätherdampf oder Stickstoff + Ätherdampf durchgeleitet werden. Es empfiehlt sich, das Gas nicht allzu stürmisch durch die Kammer zu lassen, da leicht Strömungen im Tropfen entstehen können.

Zuerst untersuchte ich zwei fakultativ anaerobe Arten: einen Stamm von Bacillus mesentericus und einen von Bacillus proteus vulgaris. Beide eignen sich sehr gut zu diesen Versuchen. In frischen Kulturen bewegen sie sich lebhaft. Der B. mesent. ist wegen seiner Grösse ein hübsches Objekt. Ein Nachteil ist nur, dass er in älteren Kulturen Kahmhaut bildet und dann seine Eigenbewegung verliert. Proteus bewegt sich ebenfalls in jungen Kulturen sehr lebhaft. Angenehm zum Beobachten sind die grossen Variationen des Proteus. Die Versuche wurden mit Luftkulturen in Luft gemacht. Sie ergaben, dass der B. messent. und B. prot. mit Äther sehr leicht zu narkotisieren sind. Liess ich zum Beispiel sechzig bis neunzig Blasen des Luftäthergemisches in 40—60 Sekunden durchströmen, so standen alle Bazillen still. Sowie die fortlaufende Bewegung aufhört, so dass man im Gesichtsfeld keinen einzigen Bazillus durchschwimmen sieht, sondern nur noch stilliegende oder leicht sich an einem Fleck drehende, muss man das Narkotikum vertreiben, sonst wird die Erholung mangelhaft, oder sie tritt schon nicht mehr ein. Bei einiger Übung gelingt es aber regelmässig, bei allen Bakterien die fortlaufende Bewegung durch Narkose in 40—60 Sekunden zum Stillstand zu bringen und bei sofortiger Durchleitung von Luft in etwa 1—2 Minuten fast alle wieder erholen zu lassen, so dass sie wieder durch das Gesichtsfeld schwimmen. Man kann sogar mehrmals

1) Die Kammer wurde von Herrn Alexander Huber, Budapest, Eszterházy utca 9, angefertigt.

mit demselben Tropfen Narkose und Erholung machen. Dabei wird aber die Erholung immer unvollkommener.

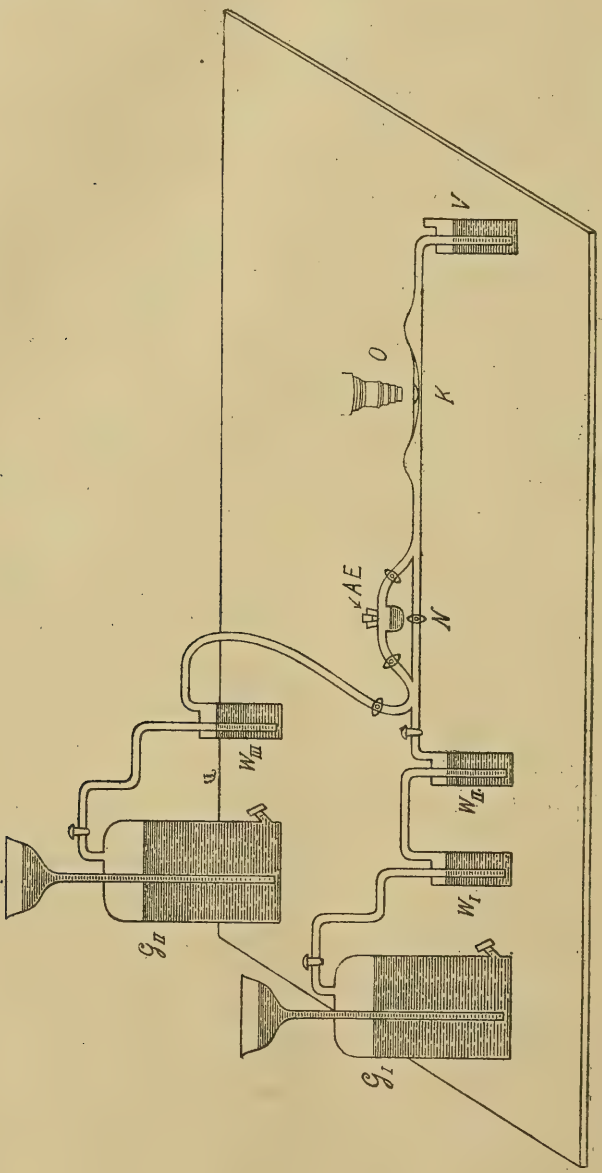


Fig. 1. Schema der Versuchsanordnung. g_1 Stickstoffgasometer, g_2 Luftgasometer, w_I, w_{II} und w_{III} Waschflaschen, *N* Verworn'scher Narkoseapparat, *AE* Ätherbehälter, *K* Durchströmungskammer, *O* Objektiv des Mikroskops, *V* Ventilflasche.

Man bemerkt bei genauerem Zusehen geringe individuelle Unterschiede, obwohl sie bei jungen, kräftigen Kulturen nicht gross sind. Man sieht zum Beispiel, wie in der Erholung zuerst das eine dann

das andere Bakterium erst leichte Zitterbewegungen auszuführen anfängt, die dann immer kräftiger werden, in eine kräftige Rotation übergehen, bis dann eine zuerst langsame, dann aber immer kräftiger werdende fortlaufende Bewegung auftritt. Man sieht auch inkoordinierte Bewegungen bei der Erholung, „torkelnde Bakterien", deren pendelndes und unsicheres Schwimmen an das Torkeln der Betrunkenen erinnert. Wahrscheinlich kommen diese Erscheinungen so zustande, dass ein Teil der Geisseln kräftiger schlägt, der andere zurückbleibt.

Die Versuche ergaben also das Resultat, dass fakultativ anerobe Bakterien in Luft narkotisierbar sind. Somit decken sich meine Ergebnisse mit denen Winterstein's.

Man könnte nun daran denken, dass in unserem Fall der Übergang vom oxydativen zum anoxydativen Stoffwechsel nicht schnell genug vor sich gehen kann. Man könnte meinen, dass der B. mesent. oder B. prot. jedesmal, wenn sie aus einem sauerstoffhaltigen Medium in ein sauerstofffreies gelangen, eine gewisse Zeit brauchen, bis sie sich den neuen Bedingungen anpassen können, d. h. bis sie vom oxydativen zum anoxydativen Stoffwechsel übergehen. Bei der schnellen Narkose bliebe ihnen dazu keine Zeit.

Ein anderer Einwand wäre auch möglich, dass nämlich diese Bakterien zwar auch ohne Sauerstoff wachsen können, aber sich nur auf Kosten von oxydativen Vorgängen bewegen. Dann würde ihre Bewegung in der Narkose deshalb sistiert, weil die Narkose eben die oxydativen Vorgänge lähmt. Dann würden unsere Versuche die Vorzugsstellung der Oxydationen in der Narkosetheorie nicht aus dem Wege räumen. In der Tat gäbe es hierfür eine Analogie. Unter den Leuchtbakterien gibt es Arten, die auch ohne Sauerstoff leben können. Leuchten können sie aber nur auf Kosten oxydativer Vorgänge in Anwesenheit von Sauerstoff[1]).

Beide Einwände fallen bei der Untersuchung der obligaten Anaeroben weg. Bei diesem kann von einem Übergang vom oxydativen zum anoxydativen Stoffwechsel keine Rede sein, da sie nur anoxydativ leben können. Der Sauerstoff wirkt ja direkt giftig auf diese Organismen. Ferner bewegen sie sich gerade in einem sauerstofffreien Medium, während die Bewegung bei Anwesenheit von Sauerstoff immer schwächer wird, endlich ganz aufhört.

Ich untersuchte deshalb die Narkose der obligat anaeroben

1) Kruse, Allgemeine Mikrobiologie. Leipzig 1910.

Bakterien. Als Versuchsobjekte wählte ich Bacillus oedematis maligni und Bacillus gangraenae sarcophysematos bovis. Beide Arten sind für die Beobachtung recht angenehme Objekte, denn sie sind gross, und ihre fortlaufende Bewegung ist, wenn auch etwas träger als die der Aeroben, doch kräftig genug. Die plumpen Stäbchen, von denen manche am Ende oder in der Mitte des Körpers Sporen tragen, schwimmen kräftig durch das Gesichstfeld. Nach Auflegen des Deckglases mit dem Tropfen habe ich zunächst einige Minuten lang Stickstoff durchgeleitet, damit der schädliche Sauerstoff aus dem Tropfen herausdiffundiert. Dann machte ich Narkose und Erholung in der oben beschriebenen Weise. Auch hier steht die fortlaufende Bewegung aller Bakterien nach Durchleitung von sechzig bis neunzig Blasen in 40—60 Sekunden still und kehrt in kurzer Zeit nach Verdrängung des Äthers mit reinem Stickstoff bei fast allen Bakterien wieder zurück. Wenn eine Person beobachtet und eine andere die Hähne handhabt, bringt man es bald so weit, dass jedesmal der richtige Moment für die Unterbrechung der Narkose erfasst wird. Wenn man dann gleich reinen Stickstoff durchleitet, sieht man noch zunächst, wie alle Bakterien still liegen und wie allmählich die Bewegungen anfangen, bis schliesslich fast alle wieder kräftig durch das Gesichtsfeld schwimmen.

Ergebnisse der Versuche.

Die obligat anaeroben Bakterien lassen sich ebenso narkotisieren wie die streng aerobe Ganglienzelle.

Mit diesem Satz haben wir den unumstösslichen Beweis geliefert, dass die Narkose nicht nur die oxydativen Prozesse lähmt. Wir wollen nun kurz untersuchen, aus welchen chemischen Reaktionen die freie Energie bei den Anaeroben bestritten wird. Eine kurze Betrachtung mag hier genügen; die Frage ist im schönen Buch Kruse's[1]) eingehend behandelt.

Schon Pasteur hat erkannt, dass die für das Leben der Kleinwesen notwendige freie Energie je nach der betreffenden Art und den äusseren Bedingungen bestritten werden kann: 1. aus oxydativen, 2. aus anoxydativen Spaltungen. Die oxydativen Spaltungen können wir auch als Atmung der Kleinwesen bezeichnen, die anoxydativen werden Gärungen genannt. So können Kleinwesen den Traubenzucker zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, ebenso wie der menschliche

1) Kruse, Allgemeine Mikrobiologie. Leipzig 1910.

Organismus. Sie können aber den Traubenzucker zum Beispiel zu Kohlensäure und Alkohol oder zu Milchsäure vergären. Atmung wie Gärung sind exothermische Reaktionen, in denen Wärme frei wird. Aus dieser freien Energie leisten die Kleinwesen Arbeit. Insofern ist also kein grundsätzlicher Unterschied zwischen Atmung und Gärung, als beide exothermische Reaktionen sind. Doch ist die freiwerdende Wärmemenge bei der Atmung im allgemeinen grösser als bei den Gärungen. Dementsprechend müssen Anaerobier bzw. Gärungserreger viel mehr Stoff umsetzen, um genügend freie Energie zu erhalten. Nach Kruse: „Bei Aerobiern wächst die Ausbeute ziemlich regelmässig mit dem Verbrennungswert der Nahrungsstoffe, die Anaerobier bzw. die Gärungserreger verbrauchen weit mehr Nahrung, weil durch Gärung viel weniger Energie gewonnen wird als durch vollständige Oxydation der Nährstoffe." Dementsprechend finden wir, dass zum Beispiel die Hefe, die den Traubenzucker sowohl bei Sauerstoffzutritt zu oxydieren wie auch bei Sauerstoffabwesenheit zu vergären vermag, bei Sauerstoffabwesenheit langsamer wächst im Verhältnis des umgesetzten Zuckers. Die Hefe kann also bei Sauerstoffzutritt den Zucker oxydieren, dann genügt ihr wenig Zucker als Energiequelle. Sie kann aber bei Sauerstoffabwesenheit den Zucker in Alkohol und Kohlensäure zerlegen. In diesem Falle muss sie für dieselbe Leistung weit mehr Zucker umsetzen.

Obligat anaeroben Kleinwesen stehen nun als chemische Energiequelle die Gärungen allein zur Verfügung. So bildet zum Beispiel der Ödembazillus aus Traubenzucker, Buttersäure, Äthylalkohol und Milchsäure: $C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$ (+ 14,2 Kal.),

$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$ (+ 22 Kal.),

$C_6H_{12}O_6 = 2\,C_3H_6O_3$ (+ 15 Kal.).

Dazu kommt noch die tiefgehende Spaltung des Eiweissmoleküls.

Wir sehen also, dass wir es hier mit Reaktionen zu tun haben, die sich wesentlich von der Oxydation des Traubenzuckers unterscheiden. Bei diesen Gärungen wird nicht dadurch Wärme frei, dass Kohlenstoff und Wasserstoff feste Bindung mit Sauerstoff eingehen, wie bei der Verbrennung des Zuckers, sondern aus der Spaltung einer längeren Kohlenstoffkette in kürzere.

Wir können also feststellen, dass bei der Narkose der obligaten Anaeroben es sich keineswegs um eine Verhinderung der Sauerstoffaufnahme oder um eine Lähmung der Oxydationen handelt. Hier sind vielmehr ganz andere chemische Reaktionen zum Stillstand gekommen als in Winterstein's Versuchen an den Ganglienzellen

des Froschrückenmarks. Dabei fällt aber die Vorzugsstellung der oxydativen Vorgänge in der Theorie der Narkose weg. Die Theorie von Verworn und Mannsfeld muss als zu speziell erklärt werden, da von ihrer Anwendung bei der Narkose der Anaerobier nicht die Rede sein kann.

Die physikalisch-chemische Theorie der Narkose.

Wir haben gesehen, dass wir die energetische Leistung der Anaeroben durch Narkose ebenso zum Stillstand bringen können wie die der Ganglienzellen. Es drängt sich da der Gedanke auf, dass die Narkose nicht nur eine Art chemischer Reaktionen der Zellen — etwa die Oxydationen — verlangsamt, sondern eine ganze Reihe solcher.

Wie kann das geschehen? Um auf diese Frage eine Antwort zu erhalten, müssen wir uns mit den Wechselwirkungen zwischen Zelle und umgebendem Medium beschäftigen.

Jede Zelle — sei sie eine Bakterienzelle oder eine Ganglienzelle — ist von einem wässerigen Medium umgeben. Mit diesem Medium steht die Zelle in steter Wechselwirkung. Die für das Leben notwendigen Stoffe, aus deren chemischen Umsetzungen — seien diese nun Verbrennung oder Gärung — die für das Leben der Zelle notwendige Energie frei wird, müssen andauernd in die Zelle hinein. Andererseits müssen die Stoffwechselprodukte, die Endprodukte der erwähnten Reaktionen stets aus der Zelle herausgelangen. Würde diese Wechselwirkung aufhören, so müsste das Leben stillstehen. Nach dem Massenwirkungsgesetz nämlich ist die Reaktionsgeschwindigkeit proportional der m_1, m_2... ten Potenz der Konzentrationen der reagierenden Stoffe, umgekehrt proportional der m'_1, m'_2... ten Potenz der Konzentrationen der Reaktionsprodukte, wenn diese Stoffe mit m_1, m_2... resp. m'_1, m'_2... Molekülen in der betreffenden Reaktion teilnehmen. Wenn nun die reagierenden Stoffe nicht in die Zelle hinein, die Reaktionsprodukte nicht aus ihr heraus könnten, so würde die Reaktionsgeschwindigkeit bald gleich Null werden, d. h. die freie Energie, die für das Leben notwendig ist, würde ebenfalls gleich Null werden.

Wie gelangen aber die Stoffe aus dem Medium in die Zelle? Um hineinzugelangen, müssen sie die Zelloberfläche passieren. Die Zusammensetzung der Zelloberfläche ist also von ausserordentlicher Wichtigkeit für das Leben der Zelle. Nach allem, was wir heute über diese Frage wissen, scheint die Bedeutung der Lipoide für die

Zelloberfläche festzustehen. Wenn wir auch nicht so weit zu gehen brauchen, dass wir die Zelle von einer reinen Lipoidhülle umgeben denken, kann es doch heute als feststehend gelten, dass die Zelloberfläche an Lipoiden reich ist. Nach Bayliss[1]) können wir das uns dadurch erklären, dass die Lipoide die Grenzflächenspannung herabsetzen. Daher werden sie an die Grenzfläche adsorbiert. Wenn nun lipoidlösliche Stoffe in die Zelle hinein oder aus der Zelle heraus gelangen sollen, so müssen sie diese lipoidreiche Oberflächenschicht passieren, sie müssen durch die Lipoide „wandern".

Wir wollen uns nun etwas mehr mit dieser „Durchwanderung" der Lipoide[2]) befassen. Wenn wir zunächst das Eindringen eines Stoffes S_1 aus dem äusseren Medium in das Lipoid betrachten, so haben wir hier eine zweiphasische Reaktion vor uns. Das äussere Medium ist die erste, das Lipoid die zweite Phase. Zwischen beiden ist eine Grenzfläche. Was wissen wir auf Grund der physikalisch-chemischen Theorie über diese Reaktion? Es sei die Konzentration des Stoffes S_1 im wässerigen Medium c_{S_1} im Lipoid gleich Null. An die Grenzfläche Lipoid-wässeriges Medium gelangt der Stoff durch Adsorption, wenn er die Grenzflächenspannung Lipoid-wässeriges Medium herabsetzt. Wenn wir mit u_{S_1} die auf der Flächeneinheit adsorbierte Menge von S_1 bezeichnen, so gilt[3]):

$$u_{S_1} = k_{S_1} c_{S_1 W}^{\frac{1}{n_{S_1}}} \quad \ldots \ldots \ldots \quad (1),$$

wo k_{S_1} und n_{S_1} für unser System charakteristische Konstanten bedeuten, d. h. die auf die Flächeneinheit adsorbierte Menge ist proportional der $\frac{1}{n_{S_1}}$-ten Potenz der Konzentration des Stoffes im wässerigen Medium. Ist der Stoff nun im Lipoid löslich, so wird er einen Diffusionsdruck von der Grenzfläche nach dem Lipoid haben. Diesem Drucke folgend wird er also von der Grenzfläche aus ins Lipoid diffundieren, wobei die Geschwindigkeit der Diffusion abhängig sein wird von u_{S_1}, von der auf der Flächeneinheit adsorbierten Menge von S_1. Wenn nun die Zelle sehr klein im Vergleich zum wässerigen Medium ist, oder wenn das wässerige Medium sich fortwährend erneuert — wie das tatsächlich unter physiologischen Be-

1) Bayliss, Principles of General Physiology. London 1915.

2) Im folgenden wird stets statt lipoidreicher Phase stets Lipoid kurzweg gesetzt.

3) Freundlich, Kapillarchemie. Leipzig 1909.

dingungen der Fall ist —, so wird die durch die Grenzfläche gewanderte und an ihr adsorbierte Masse des Stoffes die Konzentration desselben im äusseren Medium kaum beeinflussen, so dass wir $c_{S_1 W}$ konstant halten können. Dann wird in dem Maasse, wie der Stoff von der Oberfläche ins Lipoid diffundiert, aus der wässerigen Phase nachadsorbiert. Wenn nun dieser Stoff S_1 stetig aus dem Lipoid entfernt wird, indem er entweder im Lipoid eine chemische Reaktion eingeht, oder an der inneren Seite des Lipoids in eine innere wässerige Phase hineindiffundiert und dort eine Reaktion eingeht, wird die Geschwindigkeit dieser Reaktion davon abhängen, wie schnell der Stoff ins Lipoid diffundiert. Dies wird aber wieder von u_{S_1}, von der an der Flächeneinheit adsorbierten Menge des Stoffes, abhängen.

Zusammenfassend können wir also folgendes sagen: Wenn der Stoff S_1 eine chemische Reaktion in der Zelle eingeht, so wird die Reaktionsgeschwindigkeit dieser Reaktion von der auf der Lipoidoberfläche adsorbierten Menge u_{S_1} abhängen. Wir haben hier den Fall einer mehrphasischen Reaktion, deren Geschwindigkeit von der Adsorption „geregelt" wird.

Eine ganz analoge Betrachtung können wir auch für ein Reaktionsprodukt S_2, das aus der Zelle entfernt werden soll, anstellen. Die Geschwindigkeit der Reaktion, in dem dieses Stoffwechselprodukt gebildet wird, ist nach dem Massenwirkungsgesetz umgekehrt proportional der m'_1, m'_2 . . . ten Potenz der Konzentration dieses Stoffes in der Phase, in der die Reaktion sich abspielt. Die Reaktionsgeschwindigkeit wird also um so grösser, je schneller dieser Stoff durch die Grenzfläche Lipoid-wässeriges Medium wandert. Diese Geschwindigkeit wird nun wieder von der Adsorption geregelt, sie wird von u_{S_2} abhängen.

Da nun die auf der Flächeneinheit adsorbierten Mengen dieser Stoffe von der Grenzflächenspannung abhängig sind, so können wir sagen, dass die Geschwindigkeit einer chemischen Reaktion in der Zelle, an der ein Stoff teilnimmt, welcher von aussen durch die Lipoide in die Zelle oder von innen in die Lipoide und so aus der Zelle wandert, von der Grenzflächenspannung Lipoid-wässeriges Medium abhängt.

Was geschieht also, wenn sich diese Grenzflächenspannung ändert und wie kann sich diese ändern? Sie kann abnehmen, wenn ein dritter Stoff N im wässerigen Medium gelöst wird, welcher die Grenzflächenspannung Lipoid-wässeriges Medium vermindert. Dieser Stoff wird dann ebenfalls auf die Grenzfläche adsorbiert. Um das tun zu können, wird er die Stoffe S_1 und S_2 von der Grenzfläche ver-

drängen, und zwar um so mehr, als er selbst adsorbiert wird. Nennen wir die auf die Flächeneinheit adsorbierte Menge des Stoffes u_N, so wird u_{S_1} und u_{S_2} um so kleiner, je grösser u_N ist. Da aber die Geschwindigkeit der chemischen Reaktion in der Zelle um so grösser ist, je grösser u_{S_1} und u_{S_2} sind, so wird sie um so kleiner, je grösser u_N ist, d. h. je mehr der Stoff N auf die Grenzfläche adsorbiert wird, um so kleiner wird die von uns behandelte Reaktionsgeschwindigkeit.

u_N ist nun bei unserem System abhängig von der Konzentration des Stoffes N im wässerigen Medium, c_{NW} nach der Gleichung:

$$u_N = k_N c_{NW}^{\frac{1}{n_N}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2),$$

wo k_N und n_N für das System charakteristische Konstanten sind. Wenn wir nun c_{NW} verkleinern, indem wir N aus dem wässerigen Medium entfernen, so wird u_N immer kleiner, daher die Geschwindigkeit der von uns behandelten Reaktion immer grösser. Bei $c_{NW} = 0$, wenn N aus dem wässerigem Medium vollkommen verschwunden ist, erreicht sie ihre alte Höhe.

Hier haben wir also die reversible Lähmung einer Stoffwechselreaktion vor uns durch ein Narkotikum, wenn wir unter N das Narkotikum verstehen. Bei steigender Konzentration des Narkotikums im wässerigen Medium sinkt die Reaktionsgeschwindigkeit. Lassen wir die Konzentration des Narkotikums im wässerigen Medium wieder auf Null sinken, so erreicht die Reaktionsgeschwindigkeit ihren ursprünglichen Wert.

Wir können noch weiter gehen! Nicht nur durch die Zelloberfläche verlaufen mehrphasische Reaktionen. Auch in der Zelle selbst haben wir solche Phasen, um so mehr, als dort Kolloide sind, mikroheterogene Systeme. Auch hier wird das Narkotikum die Reaktionsgeschwindigkeit herabsetzen, wenn es an die Grenzfläche der Phasen adsorbiert wird. Auch scheinen nach den interessanten Erwägungen Bayliss'[1]) speziell den Enzymwirkungen mehrphasische Reaktionen, Oberflächenkatalysen zugrunde zu liegen. Man muss also auch die Lähmung von Enzymen in Betracht ziehen. In der Tat hat Warburg[2]), dem wir eine Reihe wertvoller Arbeiten, über die Funktion der Zelloberfläche verdanken, nachgewiesen, dass die katalytische Verbrennung der Oxalsäure auf Holzkohle durch

1) Bayliss, Principles of General Physiology. London 1915.

2) Warburg, Über Verbrennung der Oxalsäure an Blutkohle und die Hemmung dieser Reaktion durch indifferente Narkotika. Pflüger's Arch. Bd. 155. 1914.

Narkotika gehemmt wird. Indessen ist das nur ein spezieller Fall, wenn die Reaktion an der Oberfläche selbst verläuft, der sich ebenfalls der allgemeinen Theorie unterordnet.

Bis jetzt haben wir nur von der Adsorption des Narkotikums an die Grenzfläche Lipoid-wässeriges Medium gesprochen. Die meisten Narkotika sind aber auch lipoidlöslich. Diese werden von der Grenzfläche aus ins Lipoid diffundieren. Aus dem Lipoid werden sie auch in die innere wässerige Phase gelangen. Dabei wird stets aus dem wässerigen äusseren Medium nachadsorbiert, so dass, wenn die Zelle wieder genügend klein im Vergleich zum äusseren Medium ist, oder wenn sich letzteres fortwährend erneuert, c_{NW} und damit auch u_N konstant bleiben. Dann wird aber zum Schluss ein Gleichgewicht sich einstellen, nach dem alle Phasen der Zelle, also auch das Lipoid mit Narkotikum gesättigt sind. Nennen wir im Gleichgewicht die Konzentration des Narkotikums im Lipoid c_{NL}, im wässerigen Medium c_{NW}. Wenn Gleichgewicht herrscht, ist das Narkotikum nach Maassgabe seines Verteilungskoeffizienten zwischen Lipoid und wässerigem Medium gelöst, d. h.

$$\frac{c_{NL}}{c_{NW}} = v_N \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3),$$

wo v_N den Verteilungskoeffizienten des Narkotikums bedeutet.

Betrachten wir nur zwei Narkotika, N_1 und N_2. Narkotisieren wir mit N_1, so wird die „narkotisierende Wirkung" von u_{N_1}, von der auf die Flächeneinheit adsorbierten Menge dieses Narkotikums abhängen, da von dieser Grösse die Geschwindigkeit der Reaktionen abhängt, welche durch die Grenzfläche verlaufen. Die „narkotische Wirkung" des Narkotikums N_2 hängt wieder ebenso vom u_{N_2} ab. Wenn mit N_1 narkotisiert wird, so gilt im Gleichgewicht, da jetzt beide Phasen, Lipoid und wässeriges Medium, N_1 enthalten:

$$u_{N_1} = k_{N_1} c_{N_1 LW}^{\frac{1}{n_{N_1}}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4).$$

Ebenso wenn mit N_2 narkotisiert wird:

$$u_{N_2} = k_{N_2} c_{N_2 LW}^{\frac{1}{n_{N_2}}} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (5).$$

Aus Gleichung 3 folgt:

$$c_{N_1 L} = v_{N_1} c_{N_1 W} \text{ und } c_{N_2 L} = v_{N_2} c_{N_2 W}.$$

---

1) Über die Anwendbarkeit des Henry'schen Satzes für den Fall, dass das Adsorbierte sich im Adsorbens löst, s. Freundlich, Kapillarchemie S. 52 und 87.

Setzen wir das in Gleichung 4 resp. 5 ein, so erhalten wir:

$$u_{N_1} = k_{N_1} v_{N_1}^{\frac{1}{n_{N_1}}} c_{N_1 W}^{\frac{1}{n_{N_1}}} \quad \text{und} \quad u_{N_2} = k_{N_2} v_{N_2}^{\frac{1}{n_{N_2}}} c_{N_2 W}^{\frac{1}{n_{N_2}}}$$ [1]).

Hieraus:

$$\frac{u_{N_1}}{u_{N_2}} = K \frac{v_{N_1}^{\frac{1}{n_{N_1}}} c_{N_1 W}^{\frac{1}{n_{N_1}}}}{v_{N_2}^{\frac{1}{n_{N_2}}} c_{N_2 W}^{\frac{1}{n_{N_2}}}} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (6).$$

Das Verhältnis der „narkotisierenden Fähigkeit" zweier Narkotika hängt nun davon ab, um wieviel stärker die Wirkung des einen Narkotikums bei gleicher Konzentration im äusseren Medium wirkt. Wenn zum Beispiel N_1 fünfmal so stark wirkt als N_2 bei der gleichen Konzentration im wässerigen Medium, so ist N_1 ein fünfmal so starkes Narkotikum als N_2. Umgekehrt muss dann N_2 in fünfmal so grosser Konzentration im wässerigen Medium anwesend sein, um die gleiche Wirkung hervorzurufen. Setzen wir also

$$c_{N_1 W} = c_{N_2 W},$$

d. h. vergleichen wir die „narkotisierende Fähigkeit" zweier Narkotika bei gleicher Konzentration derselben im wässerigen Medium, so ergibt sich, wenn n_{N_1} annähernd gleich n_{N_2} ist[1]):

$$\frac{u_{N_1}}{u_{N_2}} = K \left(\frac{v_{N_1}}{v_{N_2}}\right)^{\frac{1}{n}} \quad \ldots\ldots\ldots \quad (7).$$

Die narkotisierende Fähigkeit eines Narkotikums N_1 ist grösser als die eines Narkotikums N_2, wenn der Verteilungskoeffizient Lipoid-wässeriges Medium für N_1 grösser ist als für N_2. Dies ist die Ableitung der Meyer-Overton'schen Regel. Dass unsere Voraussetzungen uns hierhin geführt haben, ist ein schlagender Beweis für ihre Richtigkeit. Es ist zu betonen dabei, dass wir mehr über das Verhältnis der narkotisierenden Fähigkeit sagen können als die Overton-Meyer'sche Regel. Wir haben hier eine quantitative Beziehung erhalten, welche das Verhältnis der narkotisierenden Fähigkeiten zweier Narkotika aus ihren physikalisch-chemischen Konstanten ergibt.

Wir haben bis jetzt angenommen, dass das Narkotikum N_1 die Stoffe S_1 und S_2, die durch die Zelloberfläche von aussen nach innen resp. umgekehrt wandern und die die Grenzflächenspannung Lipoid-wässeriges Medium erniedrigen, aus ihrer Adsorptionsbindung verdrängt. Die Gleichung 6 gibt uns auch über diesen Punkt näheren

1) Freundlich, Kapillarchemie S. 66.

Aufschluss. Wenn wir sie nun nicht auf zwei Narkotika, sondern zum Beispiel auf den Stoff S_1 einerseits und auf ein Narkotikum N_1 andererseits anwenden:

$$\frac{u_{N_1}}{u_{S_1}} = K \frac{v_{N_1}^{\frac{1}{n_{N_1}}} c_{N_1 W}^{\frac{1}{n_{N_1}}}}{v_{S_1}^{\frac{1}{n_{S_1}}} c_{S_1 W}^{\frac{1}{n_{S_1}}}}$$

wo u_{N_1} und u_{S_1} die auf die Flächeneinheit adsorbierte Menge des Narkotikums resp. des S_1, n_{N_1} und n_{S_1} für das System charakteristische Konstanten, v_{N_1} und v_{S_1} die Verteilungskoeffizienten von N_1 resp. S_1 bedeuten. Hieraus ergibt sich, dass ein Narkotikum um so mehr den Stoff S_1 aus der für die Reaktionsgeschwindigkeit maassgebenden Adsorptionsbindung verdrängt, je grösser der Verteilungskoeffizient des Narkotikums im Vergleich zu der des Stoffes S_1 ist. Je schwer löslicher also ein solcher Stoff in Lipoid im Vergleich zu Wasser ist, um so stärker wird er durch das Narkotikum aus der Adsorptionsbindung verdrängt.

Die obigen Gedankengänge mögen genügen, um den Grundriss der Theorie verständlich zu machen. Für die speziellen Fälle sind die charakteristischen Konstanten der betreffenden Substanzen maassgebend. Nur noch ein spezieller Fall sei hier kurz gestreift: die Kohlensäurenarkose. Kohlensäure ist ein Stoff, der im allgemeinen häufig unter denen vorkommt, die aus dem Inneren der Zelle nach aussen wandern. Sie entsteht zum Beispiel bei der Verbrennung und bei der alkoholischen Vergärung des Traubenzuckers. Wird nun die Konzentration der Kohlensäure im äusseren Medium sehr gross, so wird die Kohlensäure die anderen Stoffe, die durch die Grenzfläche wandern, aus ihren Adsorptionsbindungen verdrängen. Das wäre die Kohlensäurenarkose. Ausserdem verlangsamt die erhöhte Konzentration der Kohlensäure in der Zelle selbst die Reaktion nach dem Massenwirkungsgesetz. Die Wirkung ist also eine doppelte: die Kohlensäure wirkt sowohl durch Herabsetzung der Grenzflächenspannung wie auch im Sinne des Massenwirkungsgesetzes.

Es ist weiter möglich, dass das Narkotikum, nachdem es adsorbiert und im Lipoid gelöst ist, eine chemische Reaktion mit Bestandteilen der Zelle eingeht, die wieder zu irreversiblen Schädigungen führt. In diesem Fall haben wir die rein narkotische Wirkung mit einer sekundären Giftwirkung zusammen.

Die Verhältnisse bei der Mischnarkose sind aus unseren Gleichungen 6 resp. 7 leicht abzuleiten. Sind N_1 und N_2 zwei Nar-

kotika, v_{N_1} und v_{N_2} die entsprechenden Verteilungskoeffizienten und $c_{N_1 W}$ und $c_{N_2 W}$ ihre Konzentrationen im äusseren Medium, so ergibt sich ihre Verteilung an der Grenzfläche im allgemeinen durch Anwendung der Gleichung 6. Wenn ferner $c_{N_1 W} = c_{N_2 W}$ und $n_{N_1} = n_{N_2}$ ist, so gilt auch hier Gleichung 7.

Es ergibt sich also, dass die Lipoidtheorie und die Adsorptionstheorie nicht nur einander nicht widersprechen, sondern dass der Overton-Meyer'sche Satz aus der Adsorptionsformel abgeleitet werden kann.

Das Verhältnis der physikalisch-chemischen Theorie zu den früheren Theorien.

Aus den vorhergehenden Sätzen können wir eine spezielle Anwendung der Theorie auf den Sauerstoffwechsel machen. Es ergibt sich insbesondere, dass der Sauerstoff in Anwesenheit des Narkotikums langsamer durch die Grenzfläche wandern wird. Somit sind die Versuche des Verworn'schen Laboratoriums und Mannsfeld's als ein Spezialfall der Theorie zu betrachten.

Auch die Idee Winterstein's, dass in Anwesenheit des Narkotikums die Stoffwechselprodukte langsamer aus der Zelle entfernt werden, ergibt sich in klarer Weise als eine spezielle Anwendung der Theorie.

Was nun den Meyer-Overton'schen Satz betrifft, so haben wir gesehen, dass dieser Satz aus der Theorie direkt folgt, ja sogar, dass wir ihn jetzt quantitativ formulieren können. In der Tat ist ein Hauptvorzug der Theorie darin zu erblicken, dass der von Overton und Meyer in genialer Weise gefundene Satz eine physikalisch-chemische Erklärung und quantitative Formulierung erhält.

Seit einer Reihe von Jahren lieferte Traube[1]) sehr bemerkenswerte Arbeiten zur Theorie der Narkose. Dass sie hier zuletzt angeführt werden, soll keineswegs bedeuten, dass wir ihren Wert verkennen wollen. Im Gegenteil: wir wollen gern feststellen, dass Traube die wichtige Beziehung zwischen Narkose und Kapillarität, die in der vorgehenden Arbeit eingehend behandelt wird, hervorgehoben hat. Er zeigte, dass die narkotische Wirkung verschiedener Stoffe der Verminderung der Oberflächenspannung Wasser-Luft, die diese Stoffe hervorrufen, parallel geht. Nun kommt ja zwar für die Zelle die Oberfläche Wasser-Luft nicht in Betracht. Vielmehr ent-

1) Traube, Pflüger's Arch. Bd. 105, 132, 140, 153.

halten die Zellen, wie wir wissen, Lipoide, und die Lipoide sind an die Oberfläche angereichert, da sie die Grenzflächenspannung vermindern. Eine ungewöhnliche Terminologie und Begriffsbildung (Haftdrucktheorie) erschwerte das Verständnis der Traube'schen Ideen. Wenn die von ihm aufgestellte Beziehung zwischen der Oberflächenspannungsverminderung an der Fläche Luft-Wasser meines Erachtens auch nicht das Wesen des Vorganges trifft, so gebührt Traube doch das Verdienst, auf die wichtige Beziehung zwischen Narkose und Kapillarität hingewiesen zu haben. Wir hoffen, dass durch die vorliegende Arbeit diese Beziehung genügend festgestellt und formuliert wurde. Dass Traube, der kein Biologe ist, sagt, die Lipoidlöslichkeit der Narkotika sei keine Bedingung der Narkose, können wir natürlich nicht gutheissen. Bei der Verminderung der Reaktionsgeschwindigkeit in anderen Systemen mag ja nicht die Lipoidlöslichkeit, sondern die Adsorption an der Grenzfläche dieser Systeme in Betracht kommen. Bei den lebenden Systemen handelt es sich aber um die Grenzfläche Lipoid-wässeriges Medium, und hier ist eben die Lipoidlöslichkeit des Narkotikums ein wesentliches Moment, da nach Gleichung 6 die Adsorption des lipoidlöslichen Narkotikums von der Lipoidlöslichkeit desselben abhängt. Wir hoffen, dass die Traube'sche Anregung durch unsere Resultate zu einer nachträglichen Würdigung gelangen wird.

Die obigen kurzen Ausführungen zeigen, dass die verschiedenen Narkosetheorien einander durchaus nicht widersprechen. Die physikalisch-chemische Betrachtung der Narkose umfasst sie alle.

Das Zeitmoment.

Wir haben nun die physikalisch-chemischen Bedingungen der Narkose — wenigstens in grossen Zügen — kennen gelernt. Wir müssen unsere Aufmerksamkeit nun einem Punkt zuwenden, über den wir im speziellen wenig aussagen können: dem Zeitmoment. Wir wissen, dass während der Narkose etwas in der Zelle vor sich geht, was — früher oder später — zu irreparablen Schädigungen führt. Wir können nicht einen bestimmten Grad der Narkose ad infinitum aufrechterhalten, ohne dass die Zelle in kürzerer oder längerer Zeit schwere Schädigungen erlitte, die zum Tod der Zelle führen können. Mit der Narkose kann man also nicht Dornröschen spielen. Die Chirurgen kennen diese Tatsache sehr wohl. Sie wissen, dass die Dauer der Narkose Gefahren bringen kann. Nach dem Obigen können wir folgende allgemeine Erklärung dieser Tatsachen geben.

Während der Dauer der Narkose sind nicht alle Prozesse in der Zelle unterdrückt, sogar auch dann nicht, wenn das Narkotikum in maximaler, möglicher Konzentration einwirkt. Das Narkotikum verdrängt ja die Stoffe S_1, S_2 usw., die durch die Grenzfläche wandern, nie vollkommen aus der Adsorptionsbindung. Nach unserer Gleichung 6 ist für diese Verdrängung bei jedem lipoidlöslichen Stoff sein Verteilungskoeffizient maassgebend. Die Geschwindigkeit der Stoffwechselreaktion wird also klein, aber nicht gleich Null sein. Wenn nun das normale chemiche Geschehen auf diese Weise gestört ist, kommt es entweder zur Bildung intermediärer giftiger Produkte, die sonst nicht gebildet werden, oder es häufen sich Stoffwechselprodukte, die auch normalerweise gebildet werden, in einer abnormalen Konzentration an. Wir haben gesehen, dass die Narkose nur die Geschwindigkeit jener mehrphasischen Reaktion lähmt, die durch eine Grenzfläche verlaufen, an die das Narkotikum adsorbiert wird. Andere Reaktionen, zum Beispiel Reaktionen, die sich nur in der wässerigen Phase abspielen, können weiter verlaufen. Nun ist wohl die Geschwindigkeit aller Reaktionen unter physiologischen Bedingungen in einem Gleichgewicht, die Reaktionen sind aufeinander abgestimmt, sonst käme kein harmonisches Arbeiten derselben zustande. Diese Harmonie ist in der Narkose gestört: die Geschwindigkeit mancher Reaktionen sinkt stark herab, andere verlaufen zunächst noch unbeeinflusst weiter, es kommt zur Bildung intermediärer Produkte, zur Anhäufung von Stoffwechselprodukten. Mit einem Wort: es kommt zu einem perversen Stoffwechsel. Dieser perverse Stoffwechsel führt früher oder später zum Tod der Zelle, weil er zu einer irreperablen Schädigung der Zellstruktur führt. Die Zelle ist also eine Maschine, die zugrunde geht, wenn man sie dadurch missbraucht, dass man das harmonische Zusammenarbeiten der Teilprozesse stört.

Zusammenfassung.

Die obligat anaeroben Bakterien sind narkotisierbar.

Die Narkose lähmt nicht nur die oxydativen Vorgänge in der Zelle.

Die Reakionsgeschwindigkeit der mehrphasischen Stoffwechselreaktion hängt von der Grenzflächenspannung an derjenigen Fläche ab, durch oder an welcher Fläche die Reaktionen verlaufen.

Die Narkose besteht in einer reversiblen Herabsetzung dieser Grenzflächenspannung.

Die physikalisch-chemische Behandlung dieses Vorganges setzt uns in die Lage, denselben mit Hilfe von physikalisch-chemischen Begriffen zu beschreiben und mit Hilfe von physikalisch-chemischen Grössen die allgemeinen quantitativen Beziehungen herzustellen. Insbesondere ergibt sich aus der Adsorptionsformel und dem Henry-Dalton'schen Satz eine quantitative Beziehung, welche die Meyer-Overton'sche qualitative Beziehung in sich enthält.

Der Plan zur Ausführung dieser Arbeit bestand schon vor dem Kriege, musste aber bis jetzt wegen meiner Felddienstleistung aufgeschoben werden. In meine Vaterstadt zurückgekehrt, wurde mir von Herrn Hofrat Prof. Árpád von Bókay im pharmakologischen Institut der Universität ein Arbeitsplatz gastfreundlich eingeräumt. Herr Dozent Wilhelm Manninger nahm mich in das Laboratorium des Kriegsspitals der Finanzinstitute auf. In diesen Laboratorien führte ich die experimentelle Arbeit aus. Ich möchte beiden Herren für die gütige Aufnahme auch an dieser Stelle innigst danken. Herrn Adjunkt Dr. Rudolf Manninger verdanke ich nicht nur die verwendeten Bakterienstämme, ich verdanke ihm überhaupt die Einführung in die bakteriologische Technik. Für seine stets freundliche Unterstützung danke ich auch ihm herzlichst.

Beiträge zur Frage nach einem Farbensinne bei Bienen.

Von

C. Hess.

(Mit 3 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

1. Theoretische Einwände gegen meine Befunde 338
2. Dressurversuche 347
   a) Die Dressuren der Zoologen 347
   b) Eigene Versuche 353
3. Messende Versuche über Entwicklung und Umfang der Dunkeladaptation bei den Bienen 362
4. Die Vorführung dressierter Bienen beim Freiburger Zoologentag . . . 364
5. Schluss 365

Die Zoologie steht noch ganz im Banne jenes alten, vor 100 Jahren wohl verzeihlichen, heute aber schwer verständlichen „Analogieschlusses", da der Mensch Farbensinn habe, müssten auch die Bienen Farben sehen. Wenn jemand aus dem Vorhandensein farbiger Photographien schliessen wollte, alle photographischen Apparate müssten farbige Aufnahmen liefern, so erkennt man leicht das Unzulässige einer solchen Verallgemeinerung[1]); denn es ist auch dem Laien geläufig, dass die Farbigkeit oder Nichtfarbigkeit einer Photographie

1) Noch unverständlicher ist es, wenn Doflein Fische, Krebse und Korallen, die sich 15—50 m unter der Meeresoberfläche befinden, in roten und gelben Farben abbildet und dazu schreibt, dies sei „alles nach der Natur", wodurch die Meinung entstehen muss, jene Farben seien in der Natur, d. i. unter den natürlichen Lebensbedingungen jener Tiere sichtbar. Traut er damit doch (um in dem eben gebrauchten Bilde zu bleiben) dem photographischen Apparate die Fähigkeit zu, auch in einem nur von blauen Strahlen erhellten Raume, in dem uns also alles nur mehr oder weniger blau, und insbesondere alles bei Tageslicht rot und gelb Gesehene schwarz oder grau erscheint, die Gegenstände doch in solchen Farben wiederzugeben, wie sie selbst ein normales Menschenauge nur bei Tageslicht und nur in Luft wahrnehmen kann.

nicht sowohl vom dioptrischen Apparate als von der besonderen Art der lichtempfindlichen Schicht abhängt. Aber ist es besser, wenn man aus dem Vorhandensein physikalisch-dioptrischer Vorrichtungen zur Bilderzeugung am Bienenauge schliesst, das innere Auge der Biene, Netzhaut und Sehzentrum, müsse, trotz so grosser Verschiedenheiten im Aufbau von Seh- und Zentralorgan, mit jenen beim Menschen identisch sein?

Zur Entscheidung der Frage, ob eine gegebene photographische Platte farbige oder farblose Bilder liefern kann, wird zurzeit im allgemeinen die mikroskopische oder chemische Untersuchung der Platte genügen. Die vielen Bemühungen, durch mikroskopische oder chemische Untersuchung der Netzhäute zu erfahren, in welcher Weise ein Tierauge die Welt der Farben sieht, sind bis jetzt ohne Erfolg geblieben. Dagegen gelang mir durch Entwicklung von Methoden, bei welchen ich die Helligkeitsempfindungen der Tiere unter verschiedenen Bedingungen messend bestimmte und mit jenen des unter gleichen Bedingungen sehenden Menschen verglich, auch die Lösung der Frage nach den Sehqualitäten der Bienen[1]).

1. Theoretische Einwände gegen meine Befunde.

Mit den von mir entwickelten Methoden lässt sich feststellen, dass für das Bienenauge die verschiedenen farbigen Lichter unter allen Versuchsbedingungen den gleichen Helligkeitswert haben wie für ein total farbenblindes Menschenauge; die Bienen verhalten sich in allen hier in Betracht kommenden Beziehungen so, wie ein unter entsprechenden Bedingungen sehender total farbenblinder Mensch.

Die Zoologie kann sich noch nicht entschliessen, aus diesen Feststellungen die notwendigen Folgerungen zu ziehen und die alten Sprengel'schen Anschauungen von der Bedeutung der Blumenfarben sowie Darwin's Lehre von den Schmuckfarben aufzugeben[2]). Da man die Richtigkeit der von mir gefundenen Tatsachen nicht an-

---

1) C. Hess, Vergl. Physiologie des Gesichtssinnes. Fischer, Jena 1912. — C. Hess, Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Zool. Jahrb., Abt. f. Physiol., Bd. 34. 1913. — C. Hess, Messende Untersuchung des Lichtsinnes der Biene. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163. 1916.

2) Genaueres hierüber siehe in meiner Arbeit über den Farbensinn der Vögel und die Lehre von den Schmuckfarben. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 166. 1917.

zuzweifeln vermag, versucht man die Zulässigkeit meiner Schlussfolgerungen zu bestreiten.

Nur, weil verschiedentlich der Wunsch geäussert wurde, meine Stellung zu diesen Einwänden kennen zu lernen, erörtere ich letztere im folgenden, soweit sie allgemeineres Interesse haben können.

v. Buttel-Reepen[1]) glaubt folgenden Einwand gegen meine Untersuchungen erheben zu können:

„Es hat sich herausgestellt, dass nur die Bienen sich gut — für die hier in Frage kommenden Experimente — eigneten, die soeben im Begriffe waren, das dunkle Stockinnere zu verlassen. Diese aber sind dunkeladaptiert! Nun reagiert jedoch — nach E. Hering — auch das normale menschliche Auge, wenn es dunkeladaptiert ist, wie das Auge eines total farbenblind Geborenen, und auch der Helligkeitswert verschiebt sich wie bei einem total Farbenblinden (Purkinjesches Phänomen). Auch dieser Einwand müsste daher zuvor in wirklich überzeugender Weise beseitigt werden, bevor man sich der Ansicht von Hess anzuschliessen vermöchte.“ In meinen Darstellungen ist aber klar gesagt, dass ich meine Versuche bei Helladaptation, einen grossen Teil sogar bei extremer Helladaptation angestellt habe: Die Bienen werden an sonnigen Tagen in Glasbehältern vom Stocke geholt, die messenden Versuche mit farbigen Papierflächen werden in hellen, von Tageslicht erhellten Räumen angestellt, die Bienenbehälter sind von dem hellen, von den farbigen Papierflächen zurückgeworfenen Lichte durchstrahlt. Andere messende Versuche habe ich am Pupilloskop und am Spektrum angestellt, unter Bedingungen, unter welchen unsere in gleichem Adaptationszustande wie die Bienen befindlichen Augen leuchtend helle Farben wahrnehmen usw. Alle diese Messungen lassen gerade das Fehlen des Purkinje'schen Phänomens auch bei den Bienen eindringlich erkennen. v. Buttel-Reepen hat offensichtlich unzureichende Vorstellungen von Dunkel- und Hell-Adaptation; eine erneute Erörterung dieser elementaren Tatsachen der Farbenlehre gehört nicht hierher[2]).

---

1) v. Buttel-Reepen, Sind die Bienen wirklich farbenblind? „Die Naturwissenschaften“ 4. Jahrg. Nr. 22. 1916.

2) Seine Angabe, nur die Bienen hätten sich geeignet, die soeben im Begriffe waren, das dunkle Stockinnere zu verlassen, ist, wie man sieht, unrichtig. Ich habe an mehreren Stellen meiner Arbeiten wiederholt ausdrücklich erwähnt, dass die Tiere während der ersten 10—20 Minuten, ja bis zu ½ Stunde nach der Entnahme gut reagierten, während doch die Dunkeladaptation nach Übergang ins

Der zweite Einwand v. Buttel-Reepen's gegen meine Untersuchungen über die Helligkeitsempfindungen der Bienen besteht in einem Hinweise auf Fröhlich's bekannte Messungen der Aktionsströme bei Belichtung der Cephalopoden-Netzhaut. Der Autor meint, diese Messungen Fröhlich's bedeuteten „eine vollkommene Widerlegung" meiner „Schlüsse", da dort „zwei verschiedene Farben bei gleicher Lichtintensität ganz verschiedenartige Erregungen (Aktionsströme) im Auge verursachen". Er meint, hieraus könne nur der Schluss gezogen werden, „dass eine wirkliche Farbenempfindung und nicht nur eine Helligkeitsempfindung vorhanden sein muss", und hält es für eine „berechtigte Forderung, zuerst diese bedeutsamen Experimente zu widerlegen". Nun enthalten aber meine messenden Untersuchungen über die Sehqualitäten der Cephalopoden (die ihm unbekannt zu sein scheinen) hinreichend Tatsachen zur Widerlegung dieser Meinung; ich darf mich daher, unter Hinweis auf meine früheren Untersuchungen [1]), auf die folgenden kurzen Angaben beschränken.

Die Vorgänge, die unter dem Einflusse des Lichtes in der aus dem Auge ausgeschnittenen Netzhaut eintreten und in Änderung ihres elektromotorischen Verhaltens zum Ausdrucke kommen, können uns selbstverständlich keinen Aufschluss geben über die hier allein interessierenden physischen Regungen in der nervösen Substanz des lebenden Zentralorgans und deren psychische Korrelate, die als Helligkeit und Farbe ins Bewusstsein treten. Ich musste wiederholt darauf hinweisen, zu wie auffälligen Irrtümern die Autoren bei ihren Schlüssen von Aktionsströmen auf Helligkeitsempfindungen geführt

---

Helle, wie jeder weiss, schon in den ersten Sekunden schwindet. Seine Angabe, das dunkeladaptierte normale Menschenauge reagiere so, wie das eines total Farbenblinden, ist gleichfalls in einem wesentlichen Punkte unrichtig; denn es verhält sich so nur gegenüber sehr lichtschwachen Reizlichtern: Jeder weiss und kann es jeden Augenblick an sich selbst feststellen, dass wir auch nach ausgiebigster Dunkeladaptation bei Tageslicht nach Öffnen der Augen nicht farblos, sondern sofort farbig sehen. v. Buttel-Reepen wirft mir wiederholt vor, ich triebe „Physiologie ohne Biologie", die habe „schon mehrfach auf Irrwege geführt"; vielleicht veranlassen seine Irrtümer ihn, dem Thema „Biologie ohne Physiologie" näher zu treten; seine und v. Frisch's Arbeiten bieten dazu Stoff in Fülle.

1) C. Hess, Neue Untersuchungen über den Lichtsinn bei wirbellosen Tieren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 136. 1910. — C. Hess, Messende Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie des Pupillenspieles. v. Gräfe's Arch. f. Ophthal. Bd. 90. 1915.

werden; ich brauche hier nur daran zu erinnern, dass zum Beispiel Hühner, mittels dieser Methode untersucht, einer durch Zunahme der Aktionsströme gekennzeichneten Lichtempfindlichkeitssteigerung durch Dunkelaufenthalt nur in minimalem Maasse fähig sein sollten, während doch mit den von mir entwickelten Methoden eine solche von sehr beträchtlichem Umfange nicht nur leicht nachzuweisen, sondern auch nach Art und Umfang messend zu verfolgen ist. Bei Schildkröten konnten selbst bei starker Belichtung nur äusserst schwache Aktionsströme wahrgenommen werden usw.

Schon aus diesem Grunde wäre eine eingehendere Analyse der Angaben über die Aktionsströme ausgeschnittener Kopffüssernetzhäute bei Untersuchungen über die Helligkeitsempfindungen lebender Bienen nicht erforderlich. Mit welcher Vorsicht aber Fröhlich's Meinungen[1]) auch aus anderen Gründen aufzunehmen sind, möge das Folgende zeigen:

Die Qualität der Cephalopodenempfindungen soll nach ihm „durch die Frequenz der Netzhauterregungen" beherrscht sein, diese letzteren aber sind nach ihm in hohem Grade von der Temperatur abhängig. Nach seinen Tabellen soll zum Beispiel schon eine Temperaturänderung von weniger als 4° C. genügen, um die „Frequenz der Erregungen" derart zu ändern, dass die zum Beispiel durch grünes Licht bedingte Frequenz der sonst durch blaues hervorgerufenen ähnlich oder gleich wird usw. Danach würde ein Tintenfisch, der aus einer schattigen, kühlen Stelle, etwa einer Grotte des Meeres, in den hellen Sonnenschein schwimmt, plötzlich eine wesentliche Änderung seiner farbigen Sehqualitäten erfahren. Das Meerwasser im Neapeler Golf hat im Februar eine durchschnittliche Temperatur von 15° C., im August eine solche von 24,5—25° C.; der Farbensinn der Cephalopoden wäre also nach diesen Angaben Fröhlich's im Sommer grundverschieden von jenem im Winter usw. Es ist nicht wahrscheinlich, dass die Physiologie sich zur Annahme eines solchen von der Temperatur abhängigen Farbensinnes entschliessen wird, um so weniger, als wiederum mit den von mir entwickelten Methoden leicht nachzuweisen ist, dass die Helligkeitsempfindungen der Cephalopoden von der Temperatur des Wassers selbstverständlich im wesentlichen unabhängig sind.

---

1) Friedr. W. Fröhlich, Beiträge zur allgemeinen Physiologie der Sinnesorgane. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 48. 1913.

Drittens endlich scheint die Heranziehung der Netzhautaktionsströme ausgeschnittener Augen bei Erörterung der Helligkeitsempfindungen der Kopffüsser um so weniger angezeigt, als wir gerade hier, bei den Cephalopoden, diese Helligkeitsempfindungen selbst auf verschiedenen von mir eingeschlagenen Wegen messend so genau verfolgen können, dass wir über sie heute kaum weniger genau unterrichtet sind, als über unsere eigenen:.

Durch Untersuchung erwachsener Cephalopoden mit Hilfe des Pupilloskops konnte ich den Nachweis liefern, dass das Verhalten ihres lebhaften Pupillenspieles gegenüber den verschiedenen farbigen Lichtern bei sehr verschiedenen Lichtstärken und Adaptationszuständen durchaus mit jenem des total farbenblinden Menschenauges übereinstimmt, dass also auch dort wie hier ein pupillomotorisches Purkinje'sches Phänomen fehlt. Durch Untersuchung junger Cephalopodenembryonen konnte ich nachweisen, dass diese, die stets lebhaft nach der jeweils hellsten Stelle ihres Behälters schwimmen, bei Einwirkung farbiger Lichter auch bei sehr verschiedenen Lichtstärken sich stets zu jener Farbe wenden, die dem total farbenblinden Menschenauge am hellsten erscheint.

Hier ist also der Nachweis der totalen Farbenblindheit der Kopffüsser auf zwei ganz verschiedenen, voneinander unabhängigen Wegen möglich geworden.

Fröhlich's Versuche, weit entfernt, die Annahme eines Farbensinnes der Cephalopoden wahrscheinlich zu machen, bestätigen also nur aufs neue die bekannte Unzulässigkeit eines Schlusses von Aktionsströmen ausgeschnittener Augen auf Sehqualitäten lebender Tiere.

Ein dritter Einwand v. Buttel-Reepen's gilt meinen Versuchen an farbigen Fluglöchern. Er schreibt, nachdem ich farbiges Papier vor das Flugloch eines Stockes gebracht und die Bienen durch längeren Flug daran gewöhnt, hätte ich die Maske an eine unmittelbar anstossende grosse leere Kiste befestigt und eine andersfarbige Maske als Ersatz gegeben; er bemerkt dazu: „diese Bedingungen sind nicht einwandfrei; da die Bienen die Form beachten, mussten zwei ganz gleich aussehende Stöcke gewählt werden, da ferner der bewohnte Stock auf derselben Stelle stehen bleibt, kommen die Bienen ja nicht zu einer den Flug wesentlich beirrenden Unsicherheit, sie fliegen an der gewohnten Stelle, unbehindert durch alles, ein". Diese Angaben des Autors kann ich nicht besser widerlegen als durch wörtliche Wiedergabe meiner

einschlägigen Versuche; solches erscheint um so mehr angezeigt, als sie die einzigen bisher bekannt gewordenen sind, bei welchen allen in Betracht kommenden Fehlerquellen Rechnung getragen und der Weg angegeben ist, auf dem auch solche Fluglochversuche zu wissenschaftlich verwertbaren Ergebnissen führen können.

Ich schrieb[1]: „Vor dem Flugloche eines Stockes waren durch drei Wochen zwei blaue Flanellstücke derart angebracht, dass das eine, vertikale, das Flugloch oben und seitlich umgab, das andere, horizontale, das vor dem Flugloch befindliche, zum Einflug dienende Holzbrettchen überdeckte ... Nun wurden, während die Bienen lebhaft flogen, rasch die beiden blauen Flanellstücke entfernt und an ihrer Stelle das eben geschilderte (im folgenden kurz als Glasvorsatz bezeichnete) Gestell vorgehängt, nachdem unter das Glas mattweisse Kartons gebracht waren. Dicht neben dem Flugloche wurde ein zweites angebracht, dessen Mitte nur 30 cm von der Mitte des ersten entfernt war und das nur den Eingang zu einer grossen leeren Kiste bildete. Vor diesem „blinden" Flugloche wurde ein anderer, dem ersten völlig gleicher Glasvorsatz befestigt, unter dessen Glas blaues Papier von der gleichen Farbe wie der früher benützte Flanell lag. Das Anbringen der beiden Glasvorsätze erforderte nur wenige Sekunden Zeit. Die Bienen flogen sofort in dichten Schwärmen zu ihrem alten, früher von Blau, nun von Weiss umgebenen Flugloch, und nach wenigen Sekunden gingen sie dort ebenso ein und aus wie früher, als es noch mit blauem Flanell umgeben war. Zu dem daneben stehenden blauen Glasvorsatze flog nur ganz vereinzelt eine Biene, meist blieb dieses Flugloch leer. Legte ich nun aber auf die Glasplatte vor dem blinden Flugloche den blauen Flanell, der vorher vor dem wirklichen gelegen hatte, so waren bald zahlreiche Bienen auf diesem angesammelt und liefen in das blinde Flugloch. Legte ich aber über den Flanell eine Glasplatte, so blieben die Bienen wieder von dem blinden Flugloche weg. Diese Versuche wurden im Verlaufe der ersten halben Stunde nach Anbringen der Vorsätze mehrmals mit dem gleichen Erfolg wiederholt. Solange für die Bienen nur die blaue Farbe am blinden Flugloche wahrnehmbar war, wurden sie von ihr nicht im geringsten angezogen, obschon sie durch drei Wochen an das von Blau umgebene Flugloch gewöhnt worden waren. Dass aber nicht etwa nur die Gewöhnung an die den Tieren vertraute Stelle des Flugloches an der Nichtbeachtung des von Blau umgebenen blinden Flugloches schuld war, zeigt der Versuch, in welchem sie zu dem nicht von Glas bedeckten Flanell vor dem blinden Flugloche gingen. Da sie gleichzeitig am richtigen Flugloche in grossen Mengen anflogen, obschon dieses jetzt mit Weiss umgeben und die Anflugstelle mit Glas bedeckt war, so kann man ihr Verhalten zu dem blinden Flugloche nicht etwa allein dadurch erklären wollen, dass sie an letzteres nicht angeflogen seien, weil hier die Glasplatte ihnen ungewohnt und störend gewesen sei."

1) Die für uns hier wichtigsten Stellen hebe ich im Drucke hervor.

Aus meiner Darstellung geht also erstens klar hervor, dass, was doch auch selbstverständlich war, die beiden Stöcke gleiches Aussehen hatten; hinter der für beide gleichen, gemeinsamen Vorderwand befand sich entsprechend dem „blinden" Flugloche eine leere Kiste, von der von vorn selbstverständlich nichts zu sehen war. Ausserdem ist ja auch ausdrücklich erwähnt, dass bei gewissen Versuchen die Bienen zahlreich durch das „blinde" Flugloch in die Kiste liefen.

Ferner hat v. Buttel-Reepen nicht erkannt, dass gerade die Hauptaufgabe meines Versuches die war, zu ermitteln, ob und inwieweit die Farbe den Anflug an die gewohnte Stelle beeinflussen kann. Das bei Imkern übliche Färben der Umgebung der Fluglöcher, „um das Erkennen des Flugloches zu erleichtern", setzt doch die Annahme voraus, dass ausser der gewohnten Stelle auch die Farbe für die Flugrichtung der Bienen bestimmend sei. Denn welchen Sinn hätte, selbst wenn man an einen Farbensinn der Bienen glaubt, das Färben, wenn für die Flugrichtung nur die gewohnte Stelle in Betracht kommt? Aus diesem Grunde mussten ja gerade solche Versuchsanordnungen ausgearbeitet werden, bei welchen die gewohnte Farbe mit der gewohnten Stelle gewissermaassen konkurriert, was bisher noch nicht versucht worden war. So konnte ich zeigen, dass bei sorgfältigem Ausschalten aller Fehlerquellen, insbesondere auch der durch Geruchssinn bedingten, die Farbe der Umgebung des Flugloches ohne jeden Einfluss auf die Flugrichtung der Bienen ist. Dabei ist von grösster Wichtigkeit, was v. Buttel-Reepen ganz übergeht, dass, sobald der Geruchssinn mitspielen kann, die Bienen eben nicht an die gewohnte Stelle, sondern an das blinde Flugloch an ungewohnter Stelle anfliegen und in den leeren Kasten laufen. Damit erledigt sich auch dieser Einwand des Autors.

Auf v. Frisch's „Widerlegung" einzelner meiner Fluglochversuche, bei welcher er aber selbst zugibt, einen etwaigen Einfluss des Geruches der von ihm benutzten Farben vernachlässigt zu haben, brauchen wir nicht mehr einzugehen, nachdem er selbst den Nachweis erbracht hat, dass seine Bienen, die nach ihm die Fluglöcher an dem umgebenden Blau und Gelb unterscheiden sollen, tatsächlich Blau und Gelb nicht voneinander zu unterscheiden vermögen (siehe den folgenden Abschnitt).

Einen weiteren von v. Buttel-Reepen, Knoll und anderen

immer wieder vorgebrachten Einwand kleidet v. Frisch[1]) (1914) in die folgenden Worte: „Dass Tiere mit solchem Helligkeitssinn, wie ihn v. Hess bei Fischen und Wirbellosen gefunden hat, total farbenblind sein müssten, ist eine Verallgemeinerung eines am Menschen gewonnenen Erfahrungssatzes, eine Verallgemeinerung, deren Berechtigung durch nichts erwiesen ist". Auch als unzulässigen „Analogieschluss" hat er bezeichnet, dass ich ein Wesen, das die Merkmale der totalen Farbenblindheit zeigt, als total farbenblind betrachte. Im Hinblick auf die grosse Verbreitung, die er bei Zoologen gefunden hat, sei der diesem Einwande zugrunde liegende Irrtum etwas ausführlicher erörtert:

Die Helligkeit einer farbigen Empfindung wird, wie uns Hering gelehrt hat, bestimmt durch den farblosen sowie durch Art und Grösse des farbigen Empfindungsanteiles. Rot und Gelb wirken erhellend, Grün und Blau verdunkelnd auf die Helligkeit der Gesamtempfindung, um so mehr, je stärker der farbige gegenüber dem farblosen Empfindungsanteil hervortritt. Hiermit hängen unter anderm auch die Helligkeitsänderungen zusammen, die farbige Lichter mit der Änderung von Lichtstärke und Adaptationszustand erfahren, also auch die Erscheinungen des Purkinje'schen Phänomens. Dieses kann nach dem Gesagten nur bei solchen Menschen und Tieren vorkommen, die Farbenempfindung besitzen, während die totale Farbenblindheit unter anderem auch durch Fehlen des Purkinje'schen Phänomens gekennzeichnet ist.

Ich habe in früheren Untersuchungen zum Beispiel für Tagvögel ein ausgesprochenes Purkinje'sches Phänomen durch Spektrumversuche wie auch durch Beobachtung des Pupillenspieles bei farbiger Belichtung nachgewiesen. Anderseits zeigen meine ausgedehnten Messungen an einer grossen Zahl von Wirbellosen und insbesondere auch an Bienen, dass hier, wie beim total Farbenblinden, das Purkinje'sche Phänomen fehlt.

Die Helligkeiten, in welchen ein Lebewesen farbige Lichter sieht, sind sonach für die normale Farbentüchtigkeit, für gewisse Arten von partieller Farbenblindheit (rel. blausichtige Rot-Grünblinde) sowie für die totale Farbenblindheit in ganz charakteristischer Weise verschieden. Der Einfluss der verschiedenen farbigen

1) K. v. Frisch, Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 35 H. 1 und 2.

Empfindungsanteile auf die Helligkeit der Gesamtempfindung ist selbstverständlich nur von der Art des farbigen Empfindungsanteils, nicht aber von der Art des eben untersuchten Sehorgans abhängig, also auch unabhängig davon, ob es sich um ein Menschen- oder Tierauge handelt.

Man pflegt, um einem Anfänger zu veranschaulichen, dass $2 \times 2 = 4$ ist, etwa je 2 Äpfel zweimal zusammenzulegen; wollte ein des Rechnens Unkundiger es als unzulässigen „Analogieschluss" und als eine durch nichts berechtigte „Verallgemeinerung" eines an Äpfeln gewonnenen Erfahrungssatzes bezeichnen, wenn ich statt der Äpfel etwa Birnen oder Nüsse benütze, so erkennt auch der Laie leicht das Ungereimte eines solchen Einwandes. Viel schlimmer noch ist der Verstoss gegen die Elemente der Logik, dessen v. Frisch sich schuldig macht: Er bestreitet nur mir die Berechtigung zu jenem „Analogieschluss", bedient sich seiner aber selbst, wo es ihm nur immer passt; gründet er doch seine ganze Annahme einer Rot-Grünblindheit bei Bienen lediglich auf diesen von ihm selbst für unzulässig erklärten „Analogieschluss". Bei der partiellen Farbenblindheit ist es für v. Frisch selbstverständlich, dass er aus den charakteristischen Merkmalen auf die Art der Farbensinnstörung schliesst; bei der totalen Farbenblindheit ist das gleiche nach ihm eine durch nichts gerechtfertigte Verallgemeinerung.

Er hat nicht bemerkt, dass alles, was er selbst über Farbensinn bei Tieren gefunden zu haben meint, hinfällig wird, sobald er sich auf den hier von ihm vertretenen Standpunkt stellt.

Die Helligkeiten, in welchen Bienen oder Menschen die verschiedenen farbigen Lichter wahrnehmen, sind für ihre Sehqualitäten ganz ebenso charakteristisch, wie zum Beispiel die chemischen Reaktionen für bestimmte Elemente. Die Meinung der Zoologen, ein Tier, das die für totale Farbenblindheit charakteristischen Reaktionen zeigt, könne doch „auch" Farbensinn haben, wirkt auf den Physiologen nicht anders, als auf den Chemiker die Meinung wirken würde, eine Flüssigkeit, welche die für Wasser charakteristischen Reaktionen zeigt, könne doch „auch" Öl oder Quecksilber sein.

2. Dressurversuche.

a) Die Dressuren der Zoologen.

Für den Laien haben, wie es scheint, die sogenannten Dressurversuche bei Bienen besonderen Reiz; man pflegt dabei so vorzugehen, dass man den Bienen eine Zeitlang Futter auf einer bestimmten Farbe bietet und danach beobachtet, welche unter verschiedenen Farben von ihnen am häufigsten besucht werden. Ich habe bereits 1912 bei Gelegenheit von Untersuchungen über die Sehqualitäten der Fische die Gesichtspunkte entwickelt, nach welchen derartige „Dressur"-Versuche angestellt werden müssen, um wissenschaftlich verwertbar zu werden, und wies insbesondere darauf hin, dass den Tieren dabei neben den farbigen Flächen solche farblos graue geboten werden müssen, die für ein total farbenblindes Auge gleichen Helligkeitswert haben.

v. Frisch hat später versucht, aus den von mir entwickelten Gesichtspunkten an die Frage nach einem Farbensinne der Bienen heranzutreten. Seinen ersten einschlägigen Versuchen nahm die Nichtberücksichtigung eines möglichen Einflusses des Geruches jede Beweiskraft; ich zeigte dann, wie dieser Fehlerquelle zu begegnen ist, indem ich Methoden entwickelte, bei welchen die benützten farbigen und farblos grauen Flächen unter grossen Glasplatten sichtbar gemacht werden. In seinen späteren Veröffentlichungen schloss v. Frisch sich nunmehr nicht nur in den Grundgedanken, sondern auch in den technischen Einzelheiten meinen Darstellungen an. Seine Protokolle zeigen nunmehr, durchaus in Übereinstimmung mit den von mir seit einer Reihe von Jahren mitgeteilten Befunden, dass die Bienen, für die er früher bereits Rot-Grünblindheit zugegeben hatte, auch sattes Blau und Gelb nicht von Grau, also auch Blau nicht von Gelb unterscheiden können.

Freilich hat er dies selbst nicht bemerkt, versucht er doch noch immer, an seiner Annahme einer wenn auch nur partiellen Farbentüchtigkeit der Bienen festzuhalten und sogar die Richtigkeit meiner Befunde zu bestreiten. Aber ein Blick in seine Protokolle und Tabellen zeigt dem Physiologen leicht, dass seine Versuche gerade das Gegenteil von dem beweisen, was er mit ihnen beweisen möchte.

Ich fasse im folgenden das Wesentlichste aus seinen einschlägigen Beobachtungen zusammen, wobei zugleich an einem Beispiel erläutert werden möge, auf welchem Wege auch diese Fragen zahlenmässiger Behandlung zugängig gemacht werden können.

v. Frisch schreibt auf Grund seiner Dressuren, die Bienen vermöchten ein gesättigtes Blau von Grau zu unterscheiden [1]), verwechselten aber dieses gesättigte Blau „völlig“ mit einem für unser Auge nur schwach bläulichen Rot, das ihnen blau, und zwar mit jenem gesättigten Blau „sehr ähnlich oder identisch“ erscheine; anderseits habe ein für uns viel ausgesprochener bläuliches Blaugrün für die Bienen „keine Ähnlichkeit mit Blau“ und werde von ihnen mit Grau verwechselt; dieses angebliche Verhalten der Bienen zeige, so meint er, in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit dem eines partiell farbenblinden, und zwar eines „rotblinden“ Menschen (sog. „Protanopen“). Der Physiologe erkennt, in wie schroffem Widerspruche diese Angaben untereinander, wie auch mit elementaren Tatsachen der Farbenlehre stehen; es ist daher auch leicht, zum Beispiel mit der Methode der Kreiselgleichungen, die Unrichtigkeit seiner Annahmen auch durch Messung darzutun.

Man befestige auf dem Farbenkreisel in der üblichen Weise eine kleinere Scheibe (von etwa 10 cm Durchmesser) von dem bläulich-roten [2]) Papier, das den Bienen mit dem sattblauen „sehr ähnlich oder identisch“ erscheinen soll; hinter dieser kleineren Scheibe, ihr unmittelbar anliegend, mache man drei radiär aufgeschlitzte und ineinandergesteckte grössere Scheiben (von etwa 23 cm Durchmesser) sichtbar, von welchen die eine mattschwarz, die zweite mattweiss ist, die dritte dem zu den Dressurversuchen benützten satten Blau entspricht. Beim Rotieren des Kreisels zeigt also die innere Scheibe für uns die gesättigt bläulich-rote Farbe, der äussere Ring die Mischfarbe aus Schwarz, Weiss und Blau. Man variiere nun die Grösse der Sektoren der drei grösseren Scheiben so lange, bis für einen rotblinden Menschen eine genaue

---

1) Trotzdem haben Bienen, die nie auf Blau gefüttert worden waren, auch wenn er sie 8 Tage lang auf Grau dressiert hatte, blaue und purpurfarbige Papiere äusserst zahlreich und in viel grösseren Mengen aufgesucht als die grauen, auf die sie „dressiert“ waren! (Vgl. auch Abschnitt 4.)

2) v. Frisch, der bei seinen Tierversuchen anfänglich Glanzpapiere benutzt hatte, ging, nachdem ich die Unzulässigkeit eines solchen Vorgehens dargetan, zum Gebrauche der von mir seit vielen Jahren auch zu meinen vergleichenden Untersuchungen benutzten Hering'schen Farbenpapiere über. Dadurch ist es nunmehr möglich geworden, seine Angaben an den von ihm selbst benutzten Farben mit den Methoden der wissenschaftlichen Farbenlehre zu prüfen und zu widerlegen.

Gleichung zwischen dem bläulichen Rot der inneren Scheibe und dem weisslichen Blau des äusseren Ringes hergestellt ist.

Bei mehreren solchen Versuchen erhielt ich die Gleichung:

360° Bläulichrot = 27° Blau + 28° Weiss + 305° Schwarz [1]).

Dem normalen farbentüchtigen Auge erscheint diese Mischfarbe fast farblos grau mit einem nur eben merklichen Stich ins Bläuliche. Auch der Rotblinde gibt an, sie erscheine ihm, ebenso wie die innere, für uns satt purpurfarbige Scheibe, nur sehr schwach bläulich.

Nun verfahre man in der gleichen Weise mit dem blaugrünen Papier, für das der Autor, wiederum im Anschlusse an meine früheren Untersuchungen, nunmehr gleichfalls zugibt, dass die Bienen es nicht von Grau unterscheiden können. Ich erhielt für den „Rotblinden" folgende Gleichung:

360° Blaugrün = 82° Blau + 89° Weiss + 189° Schwarz.

Unserem normalen Auge erscheint, ebenso wie dem Rotblinden, diese Mischfarbe ausgesprochen bläulich, das Blau tritt hier merklich deutlicher hervor als in der vorherigen Mischfarbe, die dem Rotblinden mit dem bläulichen Rot gleich erschienen war; mit anderen Worten: der Rotblinde sieht das zu v. Frisch's Dressurversuchen benützte blaugrüne Papier gesättigter blau als das von ihm nahezu farblos grau gesehene bläulich-rote Papier.

Somit hätten seine auf ein gesättigtes Blau dressierten, angeblich „rotblinden" Bienen in einem für sie nahezu farblosen Grau einen äusserst schwachen bläulichen Ton erkannt, nicht aber das viel stärker ausgesprochene, „gesättigtere" Blau, obschon dieses dem Dressurblau für den Rotblinden viel ähnlicher ist als das nur eben merklich blauen Ton zeigende bläuliche Rot [2]).

Die Bienen sollen also ein sehr ungesättigtes, weissliches bzw. grauliches Blau von Grau scharf unterscheiden, während sie es mit einem sehr gesättigten Blau „völlig verwechseln"; dagegen soll ein gesättigteres, schöneres Blau für sie mit diesem Blau keine Ähnlichkeit haben, obschon sie es mit dem ihm viel weniger ähnlichen Grau verwechseln. Das ist natürlich ein Unding.

---

1) Bei einem zweiten Rotblinden erhielt ich nahezu genau die gleichen Zahlen.

2) Auf Grau dressierte Bienen gehen nach v. Frisch in grossen Mengen auf Blau und Purpur, während Bienen, die er auf das dem Rotblinden deutlich blau erscheinende Blaugrün dressiert hatte, das Blau nicht aufsuchten.

Ganz Entsprechendes konnte ich auch für Gelb nachweisen: Für ein als reines bezeichnetes, in Wirklichkeit aber sehr deutlich ins Gelbe gehendes Rot (s. u.) wird mir wiederum zugegeben, dass die Bienen es nicht von Grau unterscheiden können. Anderseits aber sollen sie ein als Grasgrün bezeichnetes, viel weniger ins Gelbe gehendes Graugrün mit Sicherheit von Grau unterscheiden. Lege ich einem „Rotblinden" das gelblichrote und das grasgrüne Papier nebeneinander vor, so erklärt er ersteres für deutlich gelber als das Grün. Die in der gleichen Weise wie mit Blau für einen Rotblinden hergestellten Kreiselgleichungen ergaben:

$$360^\circ \text{ Rot} = 24^\circ \text{ Gelb} + 4^\circ \text{ Weiss} + 332^\circ \text{ Schwarz}.$$

Der Rotblinde sieht also das von den Bienen mit Grau verwechselte Rot nicht farblos, sondern gelb.

Ersetzte ich nun die kleine rote Kreiselscheibe durch die grasgrüne, liess aber an den grossen Kreiselscheiben die für den Rotblinden dem gelblichen Rot gleiche Mischfarbe, so gab der Rotblinde wiederum an, dass diese letztere für ihn viel deutlicher gelb ist als das Grasgrün.

Wie der Rotblinde die fraglichen beiden Farben sieht, führt sich der Farbentüchtige am eindringlichsten vor Augen, indem er zum Beispiel auf den drei grossen Scheiben die für den partiell Farbenblinden dem Rot entsprechende, auf drei kleinen Scheiben die dem Grasgrün entsprechende Mischung aus Gelb, Weiss und Schwarz herstellt: beim Rotieren sind dann die beiden Gelb unmittelbar aneinandergrenzend sichtbar. Es ergab sich bei zahlreichen solchen Versuchen, dass die für den Rotblinden dem Rot entsprechende Mischung dem Normalen als dunkles Gelb, die dem Grasgrün entsprechende dagegen uns als ein beträchtlich weniger gesättigtes (mehr mit Grau verhülltes), etwas helleres Gelb erscheint. Der Sättigungsunterschied zwischen den beiden Gelb ist für ihn wie für uns sehr deutlich.

Auch hier haben also in v. Frisch's „Dressur"versuchen die Bienen ein sehr ungesättigtes Gelb mit sattem Gelb, dagegen ein beträchtlich gesättigteres Gelb mit Grau verwechselt[1]).

1) Eine Zeitlang gab der Autor, im Anschlusse an meine Darstellung, zu, dass die Bienen das Rot des Mohns dunkelgrau oder schwarz sehen; nachdem ich darauf hingewiesen hatte, dass dieses Zugeständnis in Widerspruch mit seiner Annahme einer Rotblindheit der Bienen steht, setzte er an Stelle seiner früheren Angabe eine ganz andere und schrieb, die Bienen sähen den Mohn nicht farblos,

Wenn aber die Bienen einerseits ein weissliches Blau und Gelb mit Grau und anderseits ein noch weisslicheres Blau bzw. Gelb mit gesättigtem Blau bzw. Gelb verwechseln, so ist damit der Beweis erbracht, dass sie auch sattes Blau und Gelb mit Grau und somit auch sattes Blau mit sattem Gelb verwechseln.

In einer früheren Untersuchung habe ich auf Grund meiner eigenen ausgedehnten Beobachtungen an lange Zeit hindurch dressierten Bienen die bis dahin bekannten Angaben über „Bienendressur" widerlegen können.

Mit seinen neuen, hier besprochenen Versuchen liefert v. Frisch, ohne es zu bemerken, eine erfreuliche Bestätigung meiner Beobachtungen und bringt nunmehr selbst den Nachweis, dass seine Angaben über Farbensinn der Bienen sämtlich unrichtig sind. Seine eigenen Protokolle lassen ihm nur die Wahl zwischen dem Zugeständnis, dass seine Bienen überhaupt nicht dressiert, oder aber, dass sie total farbenblind waren.

Für die Beantwortung der Frage, was die „Bienendressuren" des Autors etwa zu leisten vermögen, sind auch folgende Tatsachen von Interesse.

Wenn man Bienen zwei beliebige farbige oder farblose Flächen sichtbar macht, so lässt sich, sobald der Helligkeitswert der Flächen für das total farbenblinde Menschenauge bekannt ist, nach den von

---

sondern als sehr dunkles Gelb. Während er früher meinte, es möge sein, dass beim Mohn die Farbe keine Bedeutung habe (und doch vertritt er gleichzeitig die Behauptung, die Blumenfarben seien um der Insekten willen da), meint er jetzt, der Farbe dürfte hier keine „grosse" Bedeutung zukommen, auch als dunkle Blüte sei die Mohnblüte noch auffallend genug. Das Mohnrot sollen die Bienen in der Mehrzahl der Versuche richtig aus einer Reihe grauer Papiere herausgefunden haben, doch kam es auch noch mehrmals auf Dunkelgrau und Schwarz zur Klumpenbildung. Das von ihm benutzte „grasgrüne" Papier enthält viel weniger Gelb als das mohnrote, und doch sollen die Bienen dieses Grasgrün nach kurzer Dressur mit Sicherheit aus den grauen Papieren herausgefunden haben. Also auch hier, wie beim Blau, wird zugegeben, dass die Bienen ein verhältnismässig gesättigtes Gelb mit Grau verwechseln, obschon sie viel weniger gesättigtes Gelb von Grau sicher unterscheiden sollen, und sie sollen einerseits das ungesättigte Gelb im Grasgrün mit gesättigtem Gelb verwechseln, andererseits das viel gesättigtere Gelb in einem leicht gelblichen Rot, ja zum Teile sogar im Mohnrot mit Grau verwechseln!

mir entwickelten Methoden mit mathematischer Bestimmtheit voraussagen, wie die (dressierten oder nicht dressierten) Tiere sich zu diesen farbigen Flächen verhalten werden. Dagegen ist das Verhalten der „dressierten“ Bienen gegenüber diesen Flächen nach v. Frisch's Dressurprotokollen unberechenbar: auf Hellgrau dressierte Bienen gingen stark auf Dunkelgrau, blaue und purpurfarbige Flächen wurden nicht nur von blaudressierten, sondern auch von graudressierten Bienen in sehr grossen Mengen besucht; auf Blau dressierte Tiere gingen besonders zahlreich auf Purpur, besuchten aber gelegentlich auch sehr dunkles Grau, sehr helles Grau und Gelb, „offenbar zufällig“ auch Grün in grossen Mengen; auf Grasgrün dressierte Bienen gingen „aus unbekanntem Grunde“ in grossen Mengen auf Blau usw.

Macht man nach der von mir früher geschilderten Methode der gleichzeitigen Belichtung von zwei einander gegenüberliegenden Seiten her frisch vom Stocke geholten Bienen einerseits eine frei blaue, anderseits eine purpurfarbige Fläche sichtbar, wie sie bei v. Frisch's Dressuren benützt und nach ihm von den dressierten Bienen „völlig verwechselt“ wurden, so zeigt sich, dass nichtdressierte Bienen diese Flächen niemals verwechseln, sondern stets lebhaft nach der blauen Fläche eilen, die für den total Farbenblinden einen wesentlich grösseren Helligkeitswert hat als die purpurfarbige. Meine früher mitgeteilten Messungen lehren, wie kleine Lichtstärken- bzw. Helligkeitsunterschiede farblos grauer Flächen von nichtdressierten Bienen mit Sicherheit wahrgenommen werden. Dagegen zeigen zahlreiche Dressurversuche v. Frisch's übereinstimmend, dass seine dressierten Bienen auch bei viel grösseren Helligkeitsunterschieden grauer Papiere vollständig versagen. Schon diese wenigen Beispiele, die leicht beliebig vermehrt werden können, lehren, dass bei Benutzung farbiger wie farbloser Reizlichter dressierte Bienen nicht imstande sind, auf Helligkeits- bzw. Farbenunterschiede zu reagieren, die von nichtdressierten Tieren augenblicklich mit voller Sicherheit wahrgenommen werden[1]).

1) Ein Münchener Zoologe schreibt über meine Untersuchungen unter anderem, sie litten „an dem grossen Mangel, dass sie aus der Studierstube eines Gelehrten stammen und nicht aus der Werkstätte der Natur. Wo Hess gezwungen ist, Nachprüfungen durch freie Dressurexperimente zu machen, gelingen sie ihm nach seinem eigenen Eingeständnis nicht, obwohl er das Misslingen anderen Ursachen zuschreibt“.

b) Eigene Dressurversuche.

Da v. Frisch, wie wir sahen, auch neuerdings wieder mit den von mir entwickelten Methoden, deren auch er sich nunmehr bedient, Ergebnisse erzielt zu haben meint, aus welchen er auf Farbensinn bei Bienen schliessen möchte, und da nicht nur Laien in seinen Angaben noch eine Stütze für diese übliche Annahme sehen, so sei im folgenden zur Beurteilung der Dressurfrage etwas ausführlicher ein besonders einfaches Verfahren geschildert, das jeder Bienenliebhaber unschwer üben kann, und das leicht zu eindringlichen Ergebnissen führt:

Eine quadratische Glasplatte von 24 cm Seitenlänge wird mit blauen und gelben quadratischen Tuchstücken von 6 cm Seitenlänge so beklebt, dass ein Schachbrettmuster von sechzehn unmittelbar aneinander grenzenden Feldern entsteht [1]). Diese Platte wird unter einer etwas grösseren Glasscheibe sichtbar gemacht, die an den vier Ecken mit etwa 1/2 cm hohen Füsschen versehen ist, so dass das Schachbrett an einem passend angebrachten Griffe bequem unter der Glasplatte verschoben werden kann (s. Fig. 1 u. 2). Die kleine Vorrichtung wird auf ein passendes Brett am Fenster des Arbeitszimmers, etwa 100 m vom Bienenstocke entfernt, aufgestellt. Man beginnt nun mit der „Dressur", zum Beispiel auf Gelb, indem man die Bienen genügend lange Zeit — ich „dressierte" meine Tiere zum Teil 6 Wochen lang auf eine bestimmte Farbe — von kleinen und grossen gelben Feldern füttert, über welchen Zuckerwasser [2])

1) Das farbige Tuch ziehe ich hier vor, weil seine sehr lebhaften, satten Farben viel lichtbeständiger sind als die der farbigen Papiere; selbst bei wochenlangen Versuchen im Sonnenschein bleichen sie kaum nennenswert aus und sind auch gegen Schmutz und Feuchtigkeit viel weniger empfindlich als die Papiere.

2) Schon in meinem ersten Berichte über Dressurversuche hob ich ausdrücklich hervor, dass ich meine Fütterungen „ausser mit Honig auch mit Zuckerwasser" mit gleichen Ergebnissen vorgenommen habe. Auch hier wird meine Darstellung von v. Frisch fortgesetzt unrichtig wiedergegeben, was um so bedenklicher ist, als gerade ich zuerst auf die Notwendigkeit hingewiesen hatte, bei den Dressurversuchen dem Geruchssinne der Bienen Rechnung zu tragen, was v. Frisch bis dahin versäumt hatte (s. o.). War doch auch die Methode der Versuche unter Glas von mir eben im Hinblick auf diesen Fehler des Autors entwickelt worden. Trotzdem er meinen Arbeiten auch dieses Verfahren entlehnt und nunmehr, wiederum in Anlehnung an meine Darstellung, zugibt, dass bei Versuchen, die nicht unter Glas angestellt werden, der Geruchssinn entscheidend mitspielen kann, veröffentlicht er doch wieder lange Versuchsreihen, die ohne diese Vorsichtsmaassregel angestellt und also schon deshalb für die Farbensinnfrage zugestandenermaassen wertlos sind.

in passenden Schälchen oder in Form kleinerer und grösserer Tropfen auf der Glasplatte sichtbar ist. Ist längere Zeit ausschliesslich auf Gelb gefüttert und Sorge getragen, dass die Tiere dort beständig Nahrung finden, also nach der üblichen Ansicht auf Gelb „dressiert" sind, so beginnen die Versuche.

Die Bienen kommen in grossen Scharen zu den Schälchen bzw. Tropfen und sammeln sich auch hier wieder, wie ich dies schon früher beschrieb, in der Weise, dass sie zunächst eine Zeitlang suchend hin und her fliegen, bis sich eine an eine Stelle des Schälchenrandes setzt; nun dauert es nicht lange, bis eine zweite und dritte herankommt, und diese neuen Bienen fliegen, was von früheren Beobachtern nicht erwähnt, aber nicht unwesentlich ist, fast immer direkt auf die erste zu und setzen sich neben, oft auf diese. So sieht man nicht selten einen Klumpen von 10—12 Stück aufeinander sitzender Bienen, während der ganze übrige Rand des Schälchens bzw. Tropfens frei ist. Hat man nun auf einige gelbe Quadrate Nahrung gegeben, auf andere dagegen nur leere Schälchen, so gehen die Bienen nur zu den gefüllten bzw. mit Tropfen versehenen Flächen. Wird eine reine Platte ohne Zuckerwasser aufgelegt, so gehen die Bienen niemals auf gelbe Flächen usw., was insbesondere im Hinblick auf die Angabe v. Frisch's erwähnt sei, 1—2 Tage von einem blauen bzw. gelben Papier gefütterte Bienen flögen sogar auf blaue Jacken und gelbe Bleistifte[1]). In anderen Versuchsreihen ging ich so vor, dass ich

1) Ich hatte bemerkt, man könne dem an biologisches Beobachten und Denken Gewöhnten „doch unmöglich zumuten, zu glauben, bei so hoch entwickelten und sonst so zweckmässig organisierten Wesen, wie es die Bienen sind, hätte sich die so unzweckmässige, ja schädliche Eigentümlichkeit entwickelt, dass die Tiere, wenn sie einmal einen oder zwei Tage auf einem vorwiegend blauen oder gelben Blütenfelde Nahrung gefunden haben, nunmehr auf alle vorwiegend blauen oder gelben Gegenstände fliegen, auch wenn diese ihnen keinerlei Nahrung bieten und mit ihren natürlichen Honigspendern, den Blüten, so wenig Ähnlichkeit haben wie Jacken und Bleistifte". Dazu schreibt nun v. Frisch: „ich habe diese absurde Behauptung nicht aufgestellt". Es genüge demgegenüber die Feststellung, dass er auch heute noch ausdrücklich die Behauptung vertritt, seine 1—2 Tage auf ein gelbes bzw. blaues Stück Papier „dressierten" Bienen seien nachher, lediglich der Farbe wegen, auf gelbe Bleistifte und blaue Jacken geflogen und hätten, wenn sie auf dem Dressurtisch keine Nahrung fanden, in auffallender Weise blaue Kleider, Krawatten und Hutbänder der Zuschauer umschwärmt! Auf Grund seiner Beobachtungen an Jacken und Bleistiften betonte er 1913, es gehe daraus hervor, „dass die dressierten Bienen der Farbe nachgingen unabhängig

nach einer durch viele Tage fortgesetzten Dressur durch leichtes Klopfen auf die Unterlage die Bienen zum Aufschwärmen brachte, sie flogen dabei meist nur 1—2 cm hoch über der Fläche hin und her; nun änderte ich rasch die Unterlage durch Verschieben des Schachbrettes, so dass das Zuckerwasser, das bis dahin über gelben Feldern sichtbar war, über blaue zu liegen kam, oder ich brachte neue Schälchen auf blaue Felder oder schob eine neue, ganz reine Glasplatte über das Muster usw. Ich machte das Zuckerwasser bald in gleicher Weise auf allen blauen und gelben Feldern, bald nur auf einem Teile derselben sichtbar, während andere leer blieben, usw. Die Bienen, die noch bis vor wenigen Sekunden seit vielen Tagen dauernd von Gelb gefüttert, also viel ausgiebiger auf Gelb dressiert waren, als es je bei v. Frisch's Versuchen der Fall war, flogen nun sofort, ohne zu zögern, auf die blauen Flächen, ganz so, wie sie vorher auf die gelben gegangen waren. Bei genügend lange fortgesetzter Wiederholung solcher immer aufs neue abgeänderter Versuche überzeugt man sich leicht, dass die Bienen, auch wenn sie wochenlang ausschliesslich auf Gelb Nahrung bekommen hatten, nicht die geringste Neigung zeigen, die gelben Felder mehr aufzusuchen als die blauen, oder gar sich, wie behauptet wird, auf leeren gelben Feldern zu sammeln und die benachbarten blauen, auch wenn auf ihnen Zuckerwasser geboten wird, zunächst ganz unbeachtet zu lassen.

Nach v. Frisch sollen die Bienen die blauen und gelben Felder an der Farbe erkennen, und doch hat er selbst den Nachweis erbracht, dass sie Gelb und Blau weder voneinander noch von Grau unterscheiden können (s. o.).

Wie ausschlaggebenden Einfluss v. Frisch der „Dressur"-farbe zuschreibt, geht auch aus folgender Angabe hervor: Wenn sich ein Bienenknäuel über dem Dressurblau gebildet hatte, verschob er die Glasplatte samt den Bienen vorsichtig so, dass der Bienen-

---

von den Geruchsqualitäten und auch von der Form der Gegenstände". In dem gleichen Jahre vertritt er aber auch die Meinung, „dass für die Bienen beim Blumenbesuch auch die Anordnung der Farben in den Blumen (bei mehrfarbigen Blüten), vor allem aber auch die Form der Blüte eine wesentliche Rolle spielt". Er glaubt den Widerspruch mit seinen Angaben über Besuch von Jacken und Bleistiften verkleinern zu können, indem er nachträglich (1914) die Angabe macht, „dass dies nur dann geschah, wenn sie auf dem Dressurtisch kein Futter vorfanden, und dass sich auch dann nur die Minderzahl der Bienen so benahm".

knäuel auf ein graues Papier kam. Binnen 1/4—1/2 Minute habe sich dann der Knäuel aufgelöst, und auf dem Blau sei ein neuer entstanden, obschon auf ihm keine Nahrung zu holen war. Im Hinblick darauf stellte ich unter anderem folgende Versuche an, bei welchen selbstverständlich jede Erschütterung der Bienen, wie sie bei v. Frisch's Anordnung unvermeidlich ist, auszuschliessen war.

Hat sich einmal über einem gelben Felde eine grössere Zahl „auf Gelb dressierter" Bienen gesammelt, und verschiebt man das Schachbrett unter der unberührt gelassenen Platte so, dass nunmehr ein blaues Feld unter den Bienenhaufen zu liegen kommt, so stört das die Tiere nicht im geringsten, sofern die Verschiebung unter Vermeidung jeder Erschütterung der Glasplatte erfolgt.

Besonders eindringlich erscheint auch die folgende, von mir oft gemachte Beobachtung. Auf der Glasplatte ist über der gelben Fläche an einer grossen Lache Zuckerwasser eine dicht gedrängte Bienenschar versammelt; die Tiere saugen unermüdlich, so dass die Lache allmählich kleiner wird; in dem Augenblicke, in dem der letzte Rest aufgesogen ist, fliegt die ganze Schar, die hier schon tagelang und bis zum letzten Augenblicke so reichlich Nahrung gefunden hatte, auf, und es kehrt keine zu dieser gelben Fläche zurück, wohl aber zu anderen, auch andersfarbigen, sofern sie hier Zuckerwasser finden. Einmal glaubte ich wahrzunehmen, eine grössere Zahl auf Gelb dressierter Bienen sei auf eine leere gelbe Fläche geflogen, was also bei oberflächlicher Betrachtung etwas wie Dressur hätte vortäuschen können; bei genauerem Hinsehen zeigte sich, dass die Platte an einer Stelle mit einer Spur Zuckerwasser beschmutzt war; die Bienen waren damit in wenigen Sekunden fertig, flogen dann sofort auf und kehrten nicht mehr zu dieser ihrer „Dressurfarbe" zurück. Derartige Befunde, deren Zahl ich leicht vermehren könnte, zeigen, dass es eben auch hier nicht genügt, ab und zu einmal eine Zeitlang den Bienen zuzuschauen, sondern dass man sich die Mühe nicht verdriessen lassen darf, wochenlang immer und immer wieder lange Zeit ununterbrochen die Tiere sorgfältig zu beobachten, wenn man ihr Verhalten gegenüber farbigen und farblosen Lichtern gründlich kennen lernen will.

Ähnliche Versuche wie die oben für Blau und Gelb geschilderten habe ich häufig auch mit einem grösseren Schachbrettmuster aus 36 weissen und schwarzen Feldern von je 6 cm Seitenlänge vorgenommen. Ich fand nach lange fortgesetzter Fütterung von Weiss

nicht, dass die „auf Weiss dressierten“ Bienen weisse Felder vor den schwarzen bevorzugten. Nachstehende Photographien (Fig. 1 und 2),

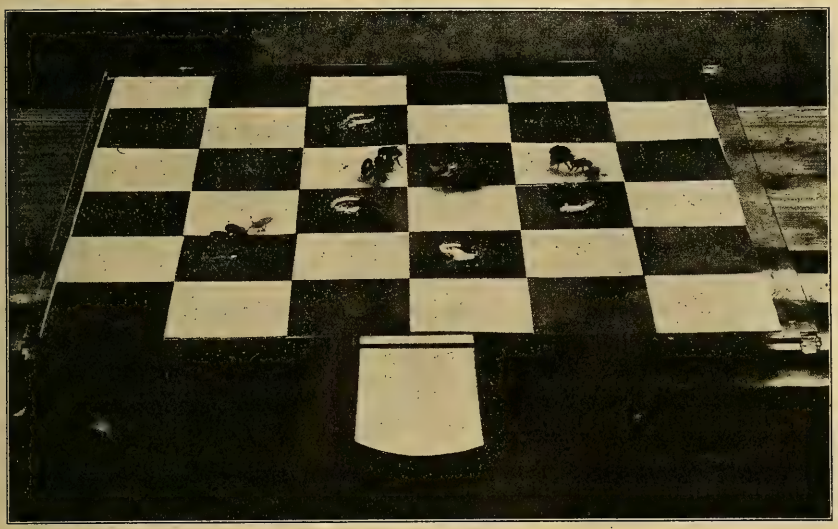


Fig. 1.

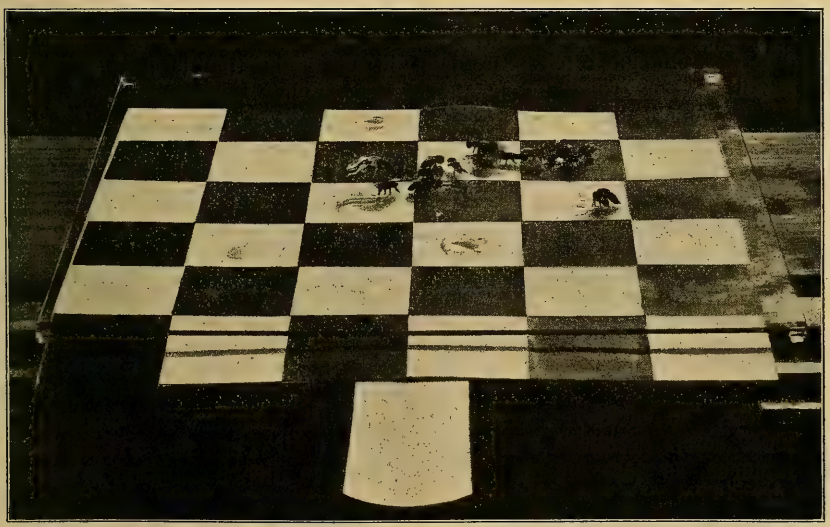


Fig. 2.

die kurz nacheinander (in Zwischenräumen von 1—2 Minuten) an dem gleichen Schachbrettmuster bei verschiedener Stellung desselben zu der darüber liegenden Glasplatte aufgenommen sind, mögen zur

Veranschaulichung der Methode dienen. Man sieht auf der Glastafel Zuckerwassertropfen auf weissen und schwarzen Feldern; die Bienen waren eine Reihe von Tagen hindurch auf Weiss „dressiert" worden, haben sich aber, wie man sieht, angenähert gleichmässig auf weisse und schwarze Felder niedergelassen. Auch hier lassen sich die auf Weiss „dressierten" und auf einem weissen Felde angesammelten Bienen durch Verschieben der Schachbrettfelder unter der unberührt gelassenen Glastafel nicht im geringsten stören, sie bleiben ruhig sitzen, wenn der Grund unter ihnen schwarz wird.

Die hier mitgeteilten sind nur einige wenige aus einer grossen Zahl einschlägiger Versuche, bei welchen ich statt des blaugelben Schachbrettes gelegentlich auch andere farbige Gegenstände, Farbenskalen und ähnliches unter den Glasplatten sichtbar machte.

Um gewissermaassen in einem Kollektivversuche alle einschlägigen Möglichkeiten zusammenzufassen und alle Fehlerquellen auszuschliessen, hatte ich früher den folgenden Versuch angestellt, den ich im Hinblick auf eine fehlerhafte Wiedergabe desselben durch v. Frisch, sowie auf unzulässige Folgerungen, die er daraus zog, hier kurz besprechen muss.

Ich schrieb: „Der eindringlichste von allen meinen Versuchen ist wohl der folgende: Ich hatte mir ein aus Pigmentpapieren zusammengestelltes ‚Spektrum' verschafft, das durch Aneinanderreihen von 185 verschiedenen farbigen Papierstreifen von je 1 cm Breite und 30 cm Höhe gebildet war und in fast kontinuierlichem Übergang alle Farben vom äussersten Rot bis zum äussersten Violett in solcher Ausdehnung zeigte, dass zum Beispiel die vorwiegend blauen Streifen eine etwa 40 cm breite Partie bildeten. Das Ganze war auf schwarzem Grunde sichtbar und, von einem breiten weissen Rande eingefasst, unter einer über 2 m breiten und 50 cm hohen Glasplatte gerahmt. Ich zog nun mit einer honiggefüllten Pipette einen langen Strich entsprechend der Mitte der Farben über die Glasplatte, so dass ein langer, überall gleichmässig breiter Streifen Honig auf dem etwa 2 m vor dem Flugloche der Bienen horizontal gelagerten ‚Spektrum' sichtbar war. In mehreren Versuchen, zwischen welchen die Glasplatte wieder sofort gereinigt wurde, änderte ich die Lage der Fläche zum Flugloche, so dass die ein- und ausfliegenden Bienen jedesmal in etwas anderer Richtung über die verschiedenen Farben des Spektrums gingen. Hätten die durch 3 Tage auf Blau dressierten Bienen nur die geringste Neigung gehabt, das Blau irgend zu bevorzugen, so hätte dies bei der hier gewählten Versuchsanordnung notwendig zum Ausdruck kommen müssen. Nichts davon war der Fall; die gezeichneten Bienen flogen regellos bald zu dieser, bald zu jener Farbe des Spektrums" usw.

Entsprechende Versuche stellte ich mit Bienen an, die ich 3 Tage auf Gelb dressiert hatte; auch sie zeigten nicht die geringste Neigung, sich auf der Dressurfarbe in grösserer Zahl niederzulassen als auf einer anderen.

Der Versuch verfolgt, wie man sieht, die Aufgabe, den auf eine bestimmte Farbe dressierten Bienen alle möglichen Farben unter ganz gleichen äusseren Bedingungen sichtbar zu machen, damit eine etwaige Verschiedenheit der Anziehungskraft der verschiedenen Farben, wie sie nach Meinung der Zoologen durch die Dressur herbeigeführt werden soll, klar zum Ausdrucke komme.

v. Frisch versucht zunächst die Verwendung von Honig als einen „Fehler" bei meinen Versuchen hinzustellen; aber erstens erwähnt er nicht, dass ich alle meine Versuche, wie in meiner Arbeit ausdrücklich hervorgehoben ist, nicht nur mit Honig, sondern mit dem gleichen Ergebnisse auch mit dem von ihm benutzten Zuckerwasser angestellt habe (s. o.), wodurch allein schon sein Einwand hinfällig ist; zweitens scheint er ganz übersehen zu haben, dass es gerade bei meiner Versuchsanordnung gleichgültig ist, welches Lockmittel auf die verschiedenen Farben gebracht wird, falls nur überall das gleiche in gleicher Form und gleicher Menge sich befindet, weshalb ich dieses ja eben in Form einer gleichmässigen Linie über alle Farben ausstrich; endlich nimmt er ohne genügenden Grund an, dass das Zuckerwasser, weil es uns geruchlos erscheint, auch für die Bienen keinen Geruch habe.

Er selbst gibt an, wenn er blaudressierten Bienen eine Fläche geboten habe, auf der ein blaues Quadrat mit leerem Uhrgläschen und in nächster Nähe auf zahlreichen grauen Quadraten zuckerwasserhaltige Gläschen sichtbar waren, hätten sich die Bienen „scharenweise" auf das leere Schälchen auf dem Blau gestürzt und die gefüllten in nächster Nähe auf dem Grau „zunächst ganz unbeachtet" gelassen. Um so mehr hätten dann bei meinem Versuche die blaudressierten Bienen sich auf dem Blau sammeln müssen, da sie doch auch hier reichlich Zuckerwasser fanden; man überzeugt sich aber leicht, so oft man den Versuch auch wiederholen mag, dass die Bienen sich niemals auf Blau früher oder in grösserer Zahl niederlassen als auf den anderen, unter gleichen Bedingungen gebotenen Farben.

Einen zweiten „Fehler" meiner Versuchsanordnung sucht der Autor darin, dass ich „den Bienen stets bei den Versuchen andere Gegenstände vorgesetzt" haben soll als bei der Dressur. Hier scheint

er erstens zu übersehen, dass dies ja gerade im Sinne seiner Anschauung geschehen ist und um von seinem Standpunkte die Bedingungen für ein Gelingen der Dressur auf die betreffende Farbe möglichst günstig zu gestalten: wenn ich tagelang die Nahrung nur auf blauen Papieren, blauem Enzian, künstlichen blauen Kornblumen und blauem Flanell biete, so muss, von seinem Standpunkte, für die Bienen doch erst recht eindringlich werden, dass Nahrung nur auf blauen Gegenständen zu finden ist. Sollen doch die Bienen, wie er selbst uns versichert, wenn sie auf dem Dressurtische kein Futter fanden, lediglich um der Dressurfarbe willen sogar von ähnlich gefärbten Krawatten, Bleistiften, Jacken, Hutbändern und Kleidern angelockt worden sein, auch wenn sie nur auf ein Stück farbiges Papier dressiert worden waren. Nun schreibt er aber: „Die lange schwarze Tafel mit dem Spektrum, die den Bienen in dem oben besprochenen Versuche vorgesetzt wurde, ist ihnen gänzlich fremd, was ein Stutzen und Zögern zur Folge haben musste und so die Entdeckung des überall gebotenen Honigs begünstigte." (Von dem vom Autor hier angenommenen „Stutzen und Zögern" liessen meine Bienen nichts erkennen.)

Er scheint zu übersehen, dass meine Dressur ja auch auf blaue Papiere und Flanellstücke, also doch sehr ähnliche Gegenstände erfolgte, wie jene, die dann zum Versuche dienten; seine Angabe, ich hätte „stets andere Gegenstände" zum Versuche benutzt als zur Dressur, ist also unrichtig. Und ist denn der Unterschied zwischen dem Stück Papier und der Dame mit Hutband oder dem Herrn mit Krawatte bei seinen Versuchen so viel kleiner als der zwischen Papier und Papier oder zwischen dem Stück Flanell und dem Papier bei den meinen? Dort umschwärmten die Bienen, wenn sie auf dem Dressurtische kein Futter fanden, die Damen und Herren mit blauen Krawatten und Hutbändern trotz der grossen Verschiedenheit dieser Gegenstände vom Dressurobjekt, und trotzdem sie auf ihnen kein Futter fanden, nach v. Frisch lediglich der Farbendressur wegen; hier, bei meinem Versuche, hätten sie sich auf dem blauen Papiere nicht gesammelt trotz der grossen Ähnlichkeit mit den Dressurobjekten, trotz der gleichen Farbe und trotzdem sie auf ihr reichlich Nahrung fanden! Dabei hat er selbst den Nachweis erbracht, dass seine Bienen die Krawatten und Hutbänder sicher nicht um ihrer Farbe willen umschwärmten, da sie dieses Blau, wie er zeigt, weder von Grau noch von Gelb unterscheiden können.

Somit ist auch die von mir vorgeschlagene Methode am „Spektrum“ gut geeignet, zu zeigen, dass v. Frisch's Angaben über Farbendressur der Bienen sämtlich unrichtig sind.

Die oben nur kurz geschilderte „Schachbrettmethode“ hat neben ihrer Einfachheit und leichten Anwendbarkeit auch den Vorzug, dass sie ermöglicht, die Beobachtungen unter mannigfachsten Abänderungen der Versuchsanordnung vorzunehmen, von welchen ich im vorstehenden nur einige wenige kurz angedeutet habe.

Ich hätte meine Beobachtungen über das Verhalten der Bienen bei Änderung der Farbe des Grundes nicht so ausführlich geschildert, wenn nicht auch Doflein die Angaben v. Frisch's ausdrücklich als richtig bezeichnet hätte. Das Vorkommnis ist ein lehrreiches Beispiel dafür, in wie hohem Grade althergebrachte Vorstellungen die Beobachtung auch verhältnismässig einfacher und leicht zu überblickender Vorgänge erschweren können[1]). In welchem Umfange solches nicht nur bei Einzelnen, sondern selbst bei einer grossen Versammlung ausgezeichneter Forscher der Fall sein kann, lehren die im vierten Abschnitte dieses Aufsatzes besprochenen Versuche.

Auch die Lehre von „Lieblingsfarben“ der Bienen gehört zu diesen Beispielen. Trotz meiner eingehenden Widerlegungen dieser früher verbreiteten Annahme vertritt Doflein noch immer die Meinung, die Bienen hätten eine „Vorliebe“ für Rot; nun haben aber selbst meine hartnäckigsten Gegner mir bereits zugegeben, dass die Bienen Rot nicht wahrnehmen, es vielmehr mit Dunkelgrau bzw. Schwarz verwechseln. Somit hätten die Bienen eine

---

1) Ein weiteres interessantes Beispiel hierfür bietet die Lehre vom Lichtsinne der Fische. Die übliche Annahme eines Farbensinnes der Fische sucht v. Frisch unter anderem durch die Angabe zu stützen, alle Ellritzen färbten sich auf gelbem Grunde gelb, diese Gelbfärbung gehe auf farblosem Grunde wieder zurück. Ich habe früher eingehend gezeigt, in welcher Weise solche Versuche angestellt werden müssen, um wissenschaftlich verwertbar zu sein und, insbesondere unter Hinweis auf die grossen individuellen Verschiedenheiten der Färbungen und Färbungsänderungen der Ellritze, betont, dass man nur durch eine grosse Anzahl von lange fortgesetzten Beobachtungsreihen ein klares Bild bekommen und durch Zufälligkeiten bedingte Täuschungen vermeiden könne. Trotzdem hat R. v. Hertwig auf Grund der Teilnahme an einem einzigen (!) verwertbaren und an zwei weiteren, infolge zugestandener Versuchsfehler wertlosen Versuchen v. Frisch's die Richtigkeit jener Angaben bestätigt, deren Unrichtigkeit für den aufmerksamen Beobachter so leicht und eindringlich festzustellen ist.

Vorliebe für eine von ihnen gar nicht wahrgenommene Farbe, und die bunten Farben der Blüten hätten sich entwickelt, obschon die Bienen eine Vorliebe für farbloses Grau haben sollen! Von anderer Seite wird im Gegensatze zu Doflein die Meinung vertreten, „die schwarze Farbe erzürne die Bienen, weil instinktive Erinnerungen auftauchen an den Feind von jeher, nämlich den (schwarzen) Bären". Ich würde auch dies nicht erwähnen, wenn nicht ein so geschätzter Bienenbiologe, wie v. Buttel-Reepen, meinte, diesen „Erfahrungen" sei nach seinen eigenen Erlebnissen „eine Berechtigung nicht abzusprechen". Dass von einem „Erzürnen" der Bienen durch schwarze Farbe ebensowenig die Rede sein kann wie von einer „Vorliebe" für sie, bedarf heute wohl keines besonderen Nachweises mehr.

3. Messende Versuche über Entwicklung und Umfang der Dunkeladaptation bei den Bienen.

Von befreundeter Seite wurde gesprächsweise die Frage an mich gerichtet, ob es nicht möglich sei, etwas über die Adaptationsvorgänge im Bienenauge zu erfahren. Ich schildere daher im Folgenden ein

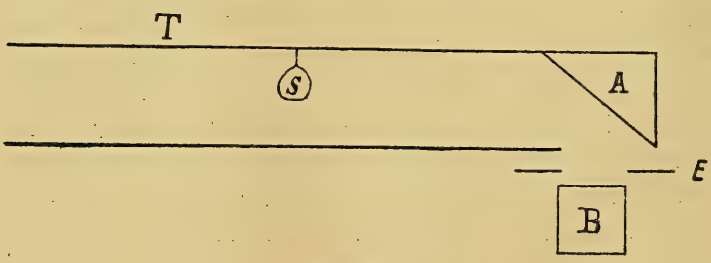


Fig. 3.

einfaches Verfahren, mit dessen Hilfe die einschlägigen Fragen auch messend verfolgt werden können; ich habe es in ähnlicher Weise zur Untersuchung des Lichtsinnes bei Wirbellosen mehrfach herangezogen.

Im Innern eines 3 m langen, innen mattschwarzen, in einem Dunkelzimmer mit schwarzen Wänden aufgestellten Tunnels *T* ist eine fünfkerzige Mattglasbirne *S* messbar verschieblich, welche die am einen Tunnelende unter einem Winkel von 45° aufgestellte mattweisse Fläche *A* beleuchtet (Fig. 3). Dieser Fläche gegenüber befindet sich in der Tunnelwand ein quadratischer Ausschnitt, das durch ihn austretende, von der weissen Fläche zurückgeworfene Licht trifft

den Glasbehälter *B* mit den Bienen. Es werden nun in vielen verschiedenen Versuchsreihen mit verschieden lange hell bzw. dunkel gehaltenen Tieren durch Verschieben der Lampe jeweils die kleinsten Lichtstärken aufgesucht, die noch eben merkliche Ansammlung der Tiere auf der dem Lichte zugekehrten Seite ihres Behälters herbeiführen. Wenn zum Beispiel bei Bienen, die einige Zeit an der Sonne gestanden hatten und dann möglichst rasch vor den Behälter gebracht werden, also nur momentan bzw. möglichst kurz dunkeladaptiert sind, die Lampe auf 30 cm herangeschoben werden muss, um merkliche Ansammlung der Tiere herbeizuführen, während nach Dunkelaufenthalt von einigen Minuten auch bei einem Lampenabstande von 3 m noch deutliche Ansammlung erfolgt, so hat die Lichtempfindlichkeit der Bienen in dieser Zeit um etwa das 100fache zugenommen. Um die Lichtstärken noch weiter herabzusetzen, stellte ich vor dem Tunnelausschnitte bei *E* einen elektrisch betriebenen Episkotister mit messbar veränderlichem Ausschnitte auf. In einer grösseren Reihe solcher Versuche konnte ich feststellen, dass die Lichtempfindlichkeit meiner Bienen beim Übergange aus dem Hellen ins Dunkle zunächst verhältnismässig rasch, weiterhin langsamer zunimmt und schon nach Dunkelaufenthalt von 15—20 Minuten um mehr als das 500fache bis zum 1000fachen grösser ist als unmittelbar nach dem Eintritte aus dem Hellen ins Dunkle.

Zur Ansammlung auf der dem Lichte zugekehrten Behälterseite genügen bei länger dunkel gehaltenen Bienen überraschend kleine Lichtstärken, so dass die Beobachtung der Tiere ohne besondere Hilfsmittel schwer ist; damit ihre Dunkeladaptation durch die Beobachtung möglichst wenig gestört wurde, bediente ich mich (da das Rot für die Bienen nur äusserst geringen Helligkeitswert hat) eines kleinen mit rubinrotem Glase versehenen Taschenlämpchens und brachte dieses jeweils nur für Bruchteile einer Sekunde zum Glühen, wobei ich es so weit entfernt von den Bienen hielt, dass ich die Tiere eben noch genügend beobachten konnte. Um anderseits möglichst ausgiebige Helladaptation herbeizuführen, stellte ich in einem Teile meiner Versuche den Glasbehälter mit den Bienen an die Sonne, in anderen liess ich ihn an Ort und Stelle vor dem Tunnel und brachte einen Nernst-Faden unmittelbar an der Glaswand zum Glühen. Es ist von biologischem Interesse, dass selbst lange dunkeladaptierte und entsprechend lichtempfindliche Bienen sofort auf diese enorm helle Lichtquelle zulaufen, so dass sie schon nach wenigen Sekunden sich

in Scharen kaum 1 cm von dem glühenden Faden entfernt tummeln; sie laufen dann in nächster Nähe des Fadens hin und her, oft eine kleine Strecke weit weg ins Dunkle, kehren dann wieder um und eilen aufs neue dem weissglühenden Faden zu. Bei Benutzung grosser Glasbehälter (20 × 10 × 10 cm) konnte ich solche Versuche oft ½ Stunde und noch länger nach Entnahme aus dem Stock durchführen, danach erfolgte wieder das früher von mir beschriebene Festsetzen der Tiere an einer Stelle (oft mit heftigem Flügelschwirren). Sie reagierten dann überhaupt nicht mehr auf Lichtstärkenunterschiede und waren also für weitere Beobachtungen unbrauchbar.

4. Die Vorführung dressierter Bienen beim Freiburger Zoologentag.

Besonderen Eindruck scheinen in weiteren Kreisen die „Dressur"-versuche gemacht zu haben, die v. Frisch 1914 dem Freiburger Zoologentage vorführte[1]). Doflein schreibt[2]), v. Frisch habe „die sämtlichen bei Gelegenheit des Kongresses versammelten Zoologen und Physiologen von der Richtigkeit seiner Annahme zu überzeugen vermocht", und Stellwaag[3]) meint, die Auffassung von K. v. Frisch werde von namhaften Zoologen geteilt, und „der Zoologenkongress 1914, auf dem v. Frisch seine Experimente vorführte, drückte seine Befriedigung aus, dass die alte Lehre von den Wechselbeziehungen der Blumenfarben und Insekten, die durch K. v. Hess ins Wanken zu kommen schien, eine neue Stütze erhalten hatte".

Es erscheint also wünschenswert, auch diese Vorführungen auf ihre Beweiskraft zu prüfen.

Auf einer Tischplatte waren verschieden hell- und dunkelgraue Papiere und zwischen ihnen ein blaues Papier sichtbar gemacht. Bienen liessen sich alsbald in Scharen auf dem blauen Papier nieder und umschwärmten in auffallender Weise „die mit blauen Krawatten versehenen Zuschauer und die mit blauen Kleidern und Hutbändern

1) K. v. Frisch, Demonstration von Versuchen zum Nachweis des Farbensinnes bei angeblich total farbenblinden Tieren. Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellsch. a. d. 24. Jahresvers. zu Freiburg i. B. 1914.

2) Doflein, Der angebliche Farbensinn der Insekten. „Die Naturwissenschaften" 1914 S. 708.

3) Stellwaag, Über die Beziehungen des Lebens zum Licht. Münchener med. Wochenschr. 1915 Nr. 48.

versehenen Zuschauerinnen". v. Frisch teilte den Zuschauern nur mit, dass er diesen Bienen an den beiden der Vorführung vorausgehenden Tagen auf blauem Papier Nahrung geboten habe. Die Zuschauer zogen daraus den Schluss, der Besuch der blauen Fläche, Krawatten und Hutbänder sei Folge jener „Blaudressur". Ohne Kenntnis des Kontrollversuches mit Bienen, die auf Grau dressiert waren, fehlt dem von dem Autor vorgeführten Blaubesuche natürlich jede Beweiskraft, und der von den Teilnehmern gezogene Schluss auf „Blaudressur" war voreilig. Überraschenderweise kam keiner der Zuschauer auf die naheliegende und für die Beurteilung unerlässliche Frage nach jenem Gegenversuche. v. Frisch hatte ihn angestellt und schon 1912 ermittelt, dass Bienen, selbst wenn sie niemals auf Blau gefüttert waren, sogar nach 8 Tage langer Dressur auf graue Papiere trotzdem vorwiegend blaue und purpurfarbige Papiere befliegen und sich hier in viel grösseren Mengen sammeln als auf den grauen, auf die sie dressiert waren; auf dem Purpur liessen sie sich gar in so grossen Mengen nieder, dass sie nicht mehr gezählt werden konnten. Er hatte also selbst festgestellt, dass die Auffassung des Blaubesuches als Folge der Blaudressur ausgeschlossen ist[1]). Wäre in Freiburg die Frage nach dem Gegenversuche mit Graudressur gestellt und gemäss v. Frisch's eigenen Befunden beantwortet worden, so würde niemand mehr an eine Farbendressur der Bienen glauben.

Das Vorkommnis zeigt, zu welchen Trugschlüssen selbst in einem grossen Kreise ausgezeichneter Forscher „Dressurversuche" bei so unzulänglicher Vorführung Anlass geben können.

5. Schluss.

Es wird der Nachweis erbracht, dass auch jene „Dressurversuche" der Zoologen, die einen Farbensinn der Bienen dartun sollen, eine volle Bestätigung meiner die totale Farbenblindheit der Bienen beweisenden Untersuchungen erbringen. Denn auch v. Frisch's Protokolle lehren, ganz in Übereinstimmung mit den meinen, dass

1) Aus meinen eigenen einschlägigen Versuchen, die ich in grösserem Umfange durch viele Monate fortführte (s. o.), sei hier nur erwähnt, dass Bienen, die ich 6 Wochen lang täglich ununterbrochen auf Gelb „dressiert" hatte, als ich ihnen unter einer reinen Glasplatte farbige Flächen sichtbar machte, in grossen Scharen auf Blau, Purpur und Schwarz flogen, während dicht daneben liegende gelbe Felder nicht besucht wurden.

die angeblich auf Blau bzw. Gelb dressierten Bienen tatsächlich nicht imstande waren, beide Farben zu unterscheiden, sie vielmehr untereinander und mit Grau verwechselten.

Die Unzulänglichkeit der in der Zoologie üblichen Bienendressuren lässt sich an Hand der neuen Beobachtungen und Messungen eindringlich dartun.

Für die adaptativen Änderungen im Bienenauge lässt sich durch Messung zeigen, dass sie sowohl hinsichtlich des zeitlichen Verlaufes wie hinsichtlich ihres Umfanges weitgehende Ähnlichkeit mit jenen bei den anderen von mir untersuchten Wirbellosen wie auch im Menschenauge zeigen.

Auch die neuerdings von zoologischer Seite gegen meine Untersuchungen erhobenen Einwände erledigen sich durch die hier mitgeteilten neuen Befunde.

Mit seinen Dressuren und den Freiburger Vorführungen hat v. Frisch selbst der Annahme eines Farbensinnes bei Bienen die letzte Stütze genommen.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel.)

Untersuchungen zur Atmung getöteter Zellen.

II. Mitteilung.

Der Oxydationsvorgang in getöteter Hefe und Hefeextrakt.

Von

Otto Meyerhof.

(Mit 3 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Erstes Kapitel. Die Atmung nicht gewaschener Acetonhefe 369
1. Das Alter der Acetonhefe 369
2. Die $H^{\bullet}$-Konzentration 370
3. Die „Konzentration" der Acetonhefe 372
4. Andere Milieueinflüsse 373
5. Atmung in Sauerstoff 373
6. Atmung in Gegenwart von Methylenblau 373
7. Wirkung der Narkotika 377
8. Wirkung der Blausäure 378
9. Wird Kohlensäure entsprechend dem Sauerstoffverbrauch gebildet? . 378
Zweites Kapitel. Die Atmung gewaschener Acetonhefe 379
1. Der wasserlösliche „Atmungskörper" im Extrakt 379
2. Die Eigenschaften des Atmungskörpers 385
3. Erregung der Atmung durch andere Hefeextrakte 397
Drittes Kapitel. Die Atmung des Hefemazerationssaftes 400
1. Der Oxydationsvorgang im unveränderten Saft 400
2. Fällung des Atmungssystems durch Alkohol 407
3. Ultrafiltration des Mazerationssaftes und des Auszuges aus Trockenpulver 412

Dass die nach dem Verfahren von Buchner-Rapp getötete Hefe: Acetondauerhefe[1]) in Lösung eine gut messbare Sauerstoffatmung aufweist, ergab sich schon in einer früheren Untersuchung[2]);

1) Buchner-Hahn, Zymasegärung S. 265.
2) O. Meyerhof, Pflüger's Arch. Bd. 149 S. 250. 1912.

auch noch ältere Arbeiten des Palladin'schen Instituts enthielten Hinweise auf einen solchen Sauerstoffverbrauch[1]). Aber mehr als die Tatsache, dass er vorhanden ist, ist bisher nicht festgestellt. Im folgenden wird dieser Oxydationsvorgang einer systematischen Untersuchung unterzogen und in verschiedenen Richtungen aufzuklären versucht. Eine gleiche Bearbeitung erfährt die Sauerstoffzehrung des nach dem Lebedew'schen Verfahren gewonnenen, stark gärwirksamen Hefeextrakts („Mazerationssaft")[2]), die meines Wissens bisher überhaupt nicht bekannt gewesen ist.

Hierbei wird auch die eigentümliche Steigerung, die die Oxydationsgeschwindigkeit in Gegenwart von Methylenblau erfährt und die den besonderen Gegenstand der älteren Mitteilung bildete, erneut in Bearbeitung genommen, nachdem dieselbe Einwirkung dieses Farbstoffs auf die Atmung getöteter Staphylococcen in der vorigen Arbeit untersucht worden ist[3]). Doch hängt diese Steigerung, wie wir sehen werden, so intim mit der unbeeinflussten Sauerstoffzehrung zusammen, dass eine Herausschälung der betreffenden Versuchsserien aus dem Ganzen unzweckmässig erschien.

Zur Methodik der Versuche sei auf die vorangehende Arbeit verwiesen. Die Versuchstemperatur für die Atmungsversuche war stets 29° C. Die Störung, die Sauerstoffmessungen mit unserer Methode an frischer Acetonhefe infolge von deren beträchtlicher Selbstgärung erfahren können, liess sich durch verschiedene Hilfsmittel fast vollständig ausschliessen. Gelegentliche Versuchsfehler hierdurch waren leicht erkennbar, so dass Irrtümer nicht entstehen konnten. In der Regel wurde die stark basenbindende Aufschwemmung der Acetonhefe in Wasser oder Bouillon bis zur spurenhaften Rosafärbung von Phenolphthalein ($p_H = 8{,}3$) mit $\frac{n}{10}$-NaOH versetzt, wodurch sowohl die Selbstgärung verzögert, als auch durch diese gebildete Kohlensäure längere Zeit zurückgehalten wird. Wo aber eine andere $H^{\cdot}$-Konzentration benutzt werden sollte, wurde alkoholische Thymollösung bis fast zur Sättigung mit Thymol hinzugegeben. Hierdurch wird für eine Reihe von Stunden die Selbstgärung — mit Ausnahme von ganz frisch hergestellter Acetonhefe —

1) Telesnin, Zentralbl. f. Bakt. II Bd. 12 S. 205. 1904. — Warschawsky, Zentralbl. f. Bakt. II Bd. 12 S. 400. 1904.

2) Lebedew, Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 73 S. 447. 1911.

3) Pflüger's Arch. Bd. 169 S. 87. 1917.

vollständig unterdrückt. Bei dem Lebedew'schen Extrakt fällt diese Komplikation ganz fort: Er zeigt keine Selbstgärung, da die Hefe bei der Trocknung glykogenfrei wird.

Acetondauerhefe und Trockenhefe nach Lebedew wurden in der ersten Zeit von Schroder, München, bezogen. Als die Firma ihre Lieferung einstellen musste, stellte ich die Trockenhefe nach der Vorschrift von Lebedew selbst her aus Reinzuchtunterhefe der Berliner Hochschulbrauerei. Der Extrakt verhielt sich gleich dem aus Münchner Unterhefe. Die Versuche an Acetonhefe mussten dagegen abgebrochen werden.

Erstes Kapitel.

Die Atmung nicht gewaschener Acetonhefe.

Die Atmungsgrösse einer bestimmten Menge Acetonhefe fällt schon bei geringfügiger Variation der Umstände so verschieden aus, dass dies auf den ersten Blick verwirrend wirkt. Eine genauere Analyse zeigt dann aber, dass dies bedingt ist durch den starken Einfluss, den eine kleine Zahl gut übersehbarer Faktoren auf die Oxydationsgeschwindigkeit hat. Diese Faktoren sind bei ungewaschener Acetonhefe an erster Stelle die Reaktion der Flüssigkeit, das Alter, die Konzentration der Suspension. Andere Milieuvariationen spielen eine geringe Rolle.

1. Das Alter der Acetonhefe.

Beim Lagern der Acetonhefe im Zimmer (Temperatur 17—20° C.) nimmt die Atmungsgrösse in einigen Monaten stark ab. So ergeben zum Beispiel die Messungen bei einem Präparat unter sonst annähernd gleichen Bedingungen das Folgende:

Acetonhefe, hergestellt etwa am 15. November, geliefert Anfang Dezember 1916. Stets Aufschwemmung in Wasser, mit NaOH neutralisiert.

[1]. Datum	Alter der Hefe	Menge g	Kubikmillimeter O_2 verbraucht	Zeit	Kubikmillimeter O_2 verbraucht von 0,2 g in 1 h
15. Dez. 1916	1 Monat	0,17	218	3 h	85
20. März 1917	4 Monate	0.2	107	3 h	36
3. Mai 1917	5½ Monate	0,2	55	3 h 20′	17

2. Die H·-Konzentration.

Überraschend stark erweist sich die Abhängigkeit der Atmungsgrösse von der Reaktion der Flüssigkeit. Das Optimum der Atmung liegt am Neutralpunkt, zwischen $p_H = 6{,}5-7$; nach beiden Seiten fällt sie steil ab. Infolgedessen wird schon durch die bei der Selbstgärung gebildete Kohlensäure, die in der Lösung zurückbleibt, die Atmungsgrösse fortwährend geändert. Wird, wie angegeben, die Lösung bis zur schwachen Rosafärbung von Phenolphthalein mit NaOH überneutralisiert, so steigt infolgedessen die Atmung in den ersten Stunden dauernd an, da die Reaktion sich durch die gebildete Kohlensäure nach dem Neutralpunkt verschiebt. Dieser Anstieg ist nicht etwa durch Bakterieninfektion bedingt: Abgesehen davon, dass er ganz regelmässig ist und in den späteren Stunden einem Nachlassen der Atmung Platz macht, findet er ebenso statt beim Zusatz bakterienhemmender Substanzen, wenn diese nur die Selbstgärung nicht oder nur wenig beeinflussen, zum Beispiel Heptylalkohol in Sättigungskonzentration. Anders dagegen wirkt die Zugabe von Thymol: Hier wird die Selbstgärung gehemmt, die Reaktion bleibt konstant, und die Atmung bleibt längere Zeit gleich.

Beispiele für den Anstieg der Atmung:

[2.] 0,15 g in 2 ccm verdünnter Bouillon ohne Zusatz verbrauchen Kubikmillimeter Sauerstoff in

den ersten 20 Minuten	**11**
„ zweiten 20 „	**12**
„ dritten 20 „	**15**

[3.] 0,16 g in 2 ccm destilliertem Wasser ohne Zusatz verbrauchen Kubikmillimeter Sauerstoff in

der ersten Stunde	**13**
„ zweiten „	**18**
den folgenden 3 Stunden je	**28**

p_H anfangs etwa 8,5, am Schluss 6,5.

[4.] 0,16 g in 2 ccm verdünnter Bouillon — Überschuss von Heptylalkohol zugesetzt (0,1 ccm) — verbrauchen Kubikmillimeter Sauerstoff in

der ersten ½ Stunde . 9 „ zweiten ½ „ . 12	}	ersten Stunde . . .	**21**
		zweiten „ . . .	**25**
		folgenden 3 Stunden je	**27**

p_H anfangs etwa 8,3, am Schluss 7,0.

[5.] Vergleich der Atmung mit und ohne Thymolzusatz.
Je 0,15 g in destilliertem Wasser, 2,2 ccm,
a) ohne Zusatz,
b) mit 0,22 ccm 2 %iger Thymollösung in 50 % Alkohol.

(Thymolkonzentration 0,2 % berechnet, durch Anreicherung in den Zellen etwas unter Sättigungskonzentration sinkend.) Atmung in Kubikmillimeter Sauerstoff

	a) ohne Zusatz	b) mit Thymol
erste 20 Minuten . .	**10**	8
zweite 20 „ . .	**13**	8
dritte 20 „ . .	**14**	8
vierte 20 „ . .	**17**	8
p_H am Schluss etwa .	6,5	8,2

Mit zunehmendem Alter der Acetonhefe wird die allmähliche Steigerung der Atmung immer mehr kompensiert durch Nachlassen der Atmungsgrösse in den späteren Stunden, so dass sie dann nur noch zu Beginn oder überhaupt nicht mehr zur Beobachtung kommt.

Um den starken Abfall der Atmung mit zunehmender Alkaleszenz zu demonstrieren, genügt es, zwei Proben mit verschiedener Menge NaOH zu versetzen und die Atmung zu vergleichen. Für genauere Versuche und besonders wenn auch der Abfall nach der sauren Seite untersucht werden soll, muss die Selbstgärung durch Zugabe von Thymol beseitigt werden. Die geringe Hemmung dadurch stört nicht, da sie in den Parallelversuchen einer Serie gleichmässig auftritt. Um Unterschiede der Thymolkonzentration zu vermeiden, wird Thymol zu der gesamten Hefeaufschwemmung zugegeben; von dieser in die Atmungsgläschen abpipettiert, dazu destilliertes Wasser bzw. $\frac{n}{10}$-NaOH in steigender Menge hinzugegeben.

a) Vergleich der Atmungsgrösse bei annähernd neutraler und alkalischer Reaktion ohne Zusatz.

[6.] 0,15 g in 2 ccm verdünnter Bouillon verbrauchen in 1 h bei p_H etwa 7 : **42** cmm O_2; bei p_H etwa 9 : **12** cmm O_2.

[7.] 0,2 g in 2,3 ccm dest. Wasser verbrauchen in 4 h 20′ bei p_H etwa 7 : **178** cmm O_2; bei p_H etwa 9,5 : **42** cmm O_2.

b) Atmungsgrösse bei verschiedener Reaktion in Gegenwart von Thymol.

[8.] 0,2 g in 2 ccm verdünnter Bouillon + 0,15 % Thymol verbrauchen in 1 h Kubikmillimeter Sauerstoff:

bei p_H 5,5—6 (1 ccm Bouillon + 1 ccm dest. Wasser) **14**

„ p_H 6,5—7 (1 „ „ + 0,4 $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,6 ccm dest. W.) **33**

„ p_H 7,5 (1 „ „ + 0,7 $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,3 ccm dest. W.) **25**

[9.] 0,2 g in 2 ccm verdünnter Bouillon + 0,15 % Thymol in 1 h 30′ verbrauchen Kubikmillimeter O_2 bei p_H:

6,5—7	(1 ccm Bouillon + 0,4 $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,6 ccm dest. W.)	**57**
8	(1 „ „ + 0,8 $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,2 ccm dest. W.)	**45**
8,5	(1 „ „ + 1,1 $\frac{n}{10}$-NaOH)	**33**

(In diesen und allen anderen Fällen wurden als Indikatoren benutzt: Methylorange, Methylrot, Neutralrot, Phenolphthalein, Thymolphthalein.)

3. Die „Konzentration" der Acetonhefe.

Gewöhnlich wurde eine Acetonhefeaufschwemmung von 0,15 bis 0,2 g auf 2 ccm Flüssigkeit benutzt; in diesem Fall ist die Suspension mässig dickflüssig. Bei stärkerer Konzentrierung besteht die Gefahr ungenügender Sauerstoffversorgung bei der hier benutzten Methode. Man sollte annehmen, dass bei Verwendung der halben Menge Hefe auf 2 ccm die Atmung die Hälfte sein müsste. Tatsächlich ist aber die Atmung erheblich geringer als die Hälfte. Das ist also gerade das Gegenteil von dem, was aus Gründen methodischer Ungenauigkeit, bei schlechter Luftversorgung, zu erwarten sein würde. Dieser Befund deutet bereits auf einen Umstand hin, dessen Vorhandensein in dem nächsten Kapitel nachgewiesen wird: Dass nämlich die Atmungsgrösse abhängt von der Konzentration eines aus der Hefesuspension in Lösung übergehenden Stoffes.

Beispiele:

[10.]

a) **0,15** g in 1,5 ccm verd. Bouillon verbrauchen in 1 h **38** cmm O_2.
b) **0,075** g „ 1,5 „ „ „ „ 1 h **12** „ O_2.
auf gleiche Menge berechnet also . . . . . **24** „ O_2.
Verringerung der Atmung um **40** %.

[11.]

a) 0,12 g in 1,2 ccm verd. Bouillon verbrauchen in 1 h 50′ **60** „ O_2.
b) 0,12 g „ 2,4 „ „ „ „ „ 1 h 50′ **42** „ O_2.
Verringerung der Atmung um **30** %.

[12.]

a) 0,12 g in 1,2 ccm verd. Bouillon verbrauchen in 1 h 40′ **45** „ O_2.
b) 0,12 g „ 2,4 „ „ „ „ „ 1 h 40′ **25** „ O_2.
Verringerung der Atmung um **45** %.

4. Andere Milieueinflüsse.

Der Einfluss der bisher besprochenen Faktoren ist so überragend, dass daneben anderweitige Milieuänderungen ganz zurücktreten bzw. wegen der Schwierigkeit, die Reaktion stets genau gleich zu machen, schwer nachweisbar sind. Beispielsweise ist die Atmung in destilliertem Wasser, 1 %iger NaCl-Lösung und Fleischwasserbouillon bei gleicher Reaktion gleich. Die Bouillon puffert nur die $H^{\cdot}$-Konzentration etwas besser; infolgedessen ergeben sich in den späteren Zeiten hierauf zurückzuführende Differenzen der Oxydationsgeschwindigkeit.

5. Atmung in Sauerstoff.

In reinem Sauerstoff ist die Atmungsgrösse gegenüber Luft gesteigert. Das gleiche Resultat werden wir im dritten Kapitel bei dem Mazerationssaft wiederfinden. Wir sehen hier, wie fernerhin noch mehrfach, eine starke Abweichung von der Atmung lebender Zellen, die durch reinen Sauerstoff nicht gesteigert wird[1]). Der Oxydationsmechanismus besitzt offenbar einen elementareren Charakter.

Zur Messung der Atmung in reinem Sauerstoff dienten die in Pflüger's Arch. Bd. 164 S. 410 (1916) abgebildeten Atmungsgefässe. Vor Beginn des Versuchs wurde etwa 30 Minuten lang Sauerstoff unter Schütteln des Gefässes hindurchgeleitet.

[13.] 0,12 g in 1,2 ccm verd. Bouillon verbrauchen in $1^h\ 20'$:

in Luft	**42**	cmm O_2
in Sauerstoff. . . .	**54**	„ O_2
Steigerung	**30** %	

[14.] 0,15 g in 1,5 ccm verd. Bouillon verbrauchen in $1^h\ 20'$:

in Luft	**38**	cmm O_2
in Sauerstoff. . . .	**51**	„ O_2
Steigerung	**35** %	

6. Atmung in Gegenwart von Methylenblau.

Die Atmung der Acetonhefe wird, wie schon früher gezeigt wurde, durch Methylenblau in der Konzentration von 0,02—0,1 % um das Mehrfache gesteigert. Es fällt dabei auf, dass a) die opti-

---

1) Vgl. O. Warburg, Asher-Spiro's Ergebn. d. Physiol. Bd. 14 S. 263. 1914. — Siehe auch O. Meyerhof, Pflüger's Arch. Bd. 164 S. 411, Bd. 166 S. 253.

male Methylenblaukonzentration sehr viel höher ist als bei den Acetoncoccen, b) die Steigerung in weitem Umfang schwankt zwischen 20 und 500 %.

a) Betreffs des ersten Punktes sei daran erinnert, dass das Optimum für erhitzte Acetoncoccen 0,005—0,01 % Methylenblau beträgt. Dass höhere Konzentrationen keine Steigerung verursachen, hängt nun offenbar mit der starken Giftigkeit des Methylenblaus für Staphylococcen zusammen. Denn 0,005 % Methylenblau hemmt ja die Atmung lebender Staphylococcen schon um 30 %. Lebende Hefe ist dagegen sehr viel unempfindlicher: Bei einer Konzentration von 0,05 % beträgt die Hemmung nur 10—20 %. Bei entsprechend höheren Konzentrationen tritt aber jedenfalls die Giftigkeit auch gegenüber den getöteten Zellen in Erscheinung. Der Einfluss der Methylenblau*konzentration* auf die Atmungssteigerung beruht unter anderem darauf, dass die Reduktionskraft der Acetonhefeaufschwemmung so gross bzw. die Geschwindigkeit der Reoxydation des gebildeten Leukomethylenblaus so gering ist, dass bei den niederen Konzentrationen die Lösung trotz Schüttelns an der Luft fast ganz farblos bleibt. Aber auf den Gehalt an verküptem Farbstoff, der in diesen Fällen ja ausserordentlich gering ist, kommt es für die Sauerstoffübertragung an.

Beispiele: Atmungssteigerung bei verschiedenen Methylenblaukonzentrationen:

[15.]

Je 0,15 g Acetonhefe in 2 ccm verd. Bouillon verbrauchen in 50 Minuten ohne Zusatz	**30**	cmm O_2	
mit 0,005 % Methylenblau.	**44**	„ $O_2 = 50$ %	Steigerung
„ 0,05 % „	**54**	„ $O_2 = 80$ %	„
„ 0,15 % „	**53**	„ $O_2 = 80$ %	„

Lebende Hefe:

[16.]

2 ccm Suspension von Kieler Brauereihefe verbrauchen in 2 Stunden ohne Zusatz.	**59**	„ O_2	
mit 0,01 % Methylenblau	**53**	„ $O_2 = 10$ %	Hemmung
„ 0,05 % „	**46**	„ $O_2 = 20$ %	„

[17.]

2 ccm Suspension von Berliner Hochschulbrauereihefe verbrauchen in 3^h 40′ ohne Zusatz	**161**	„ O_2	
mit 0,05 % Methylenblau	**144**	„ $O_2 = 10$ %	Hemmung

Die Atmungssteigerung durch Methylenblau beruht aber offenbar bei Acetonhefe prinzipiell auf der gleichen Ursache wie bei den Acetoncoccen, und die dort angenommene Hypothese gilt auch hier. Nur bedurfte es dort noch des Erhitzens der Acetonzellen, um die Steigerung in Erscheinung treten zu lassen. Der Unterschied kommt wohl daher, dass die Atmung der Hefe durch die Aceton-Ätherbehandlung allein schon auf etwa 2 % fällt, während ein solcher Abfall bei den Staphylococcen nur durch Aceton-Ätherbehandlung und nachfolgendes Erhitzen zu erreichen ist. Wir sahen aber schon dort, dass die Steigerung durch Methylenblau um so grösser wird, je stärker die absolute Atmungsgrösse herabgedrückt wird.

Auch die Entgiftung der Blausäure durch Methylenblau bei lebenden Zellen finden wir in vollem Umfang wieder:

[18.]

2 ccm Suspension von Berliner Hefe verbraucht in 1 h 30′

ohne Zusatz	77	cmm O_2
mit 0,0015 % n KCN	24	„ O_2
„ 0,05 % Methylenblau	75	„ O_2
„ 0,05 % „ + 0,0015 % n KCN . . .	70	„ O_2

b) Die Schwankungen, die die prozentuale Atmungssteigerung durch die gleiche Methylenblaukonzentration in verschiedenen Versuchen zeigt, haben mehrere Gründe. Wieder hat die Reaktion einen überragenden Einfluss; und zwar wird die prozentuale Steigerung nach der sauren Seite zu immer grösser, nach der alkalischen immer geringer, unabhängig von der absoluten Atmungsgrösse.

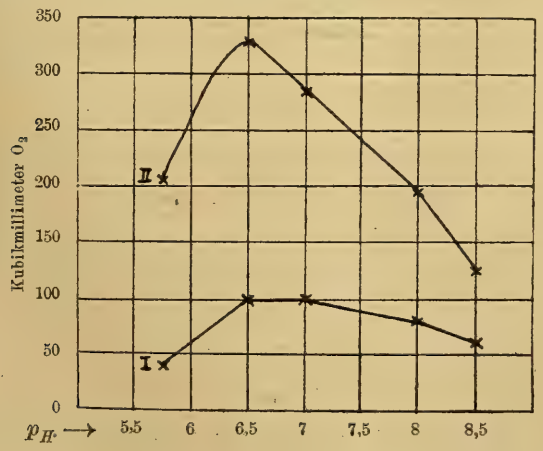


Fig. 1. *I* ohne Methylenblau, *II* mit Methylenblau.

Zur Illustration mögen die Kurven der Fig. 1 und die Tabelle I dienen. In der Fig. 1 ist die unbeeinflusste Atmung bei p_H 7 = 100 gesetzt.

Tabelle I.

Zusammensetzung der Lösung	Zeit	p_H	Säuerstoffverbrauch in Kubikmillimeter		Methylenblaukonzentration	Prozent. Steigerung
			ohne Methylenblau	mit Methylenblau		
[19.] 0,15 g: 2 ccm verd. Bouillon ohne Zusatz	1 h	7,5	42	82	0,02	95
		9,0	12	18	0,02	50
[20.] 0,18 g: 2 ccm verd. Bouillon, 0,15 % Thymol, 0,5 % Alkohol	1 h	5,5—6	14	68	0,05	380
		7,0	33	94	0,05	190
[21.] 0,18 g: 2 ccm verd. Bouillon, 0,15 % Thymol, 0,5 % Alkohol	1 h 30′	6,5	57	173	0,05	230
		8,0	45	111	0,05	150
		8,5	33	70	0,05	110

Neben der Reaktion gibt es aber noch viele andere Einflüsse auf die Methylenblausteigerung der Atmung. So ist diese — ceteris paribus — in Bouillon erheblich grösser als in destilliertem Wasser, während, wie erwähnt, die Atmung selbst keinen Unterschied zeigt.

Beispiel:

[22.] 0,12 g verbrauchen in 80 Min. Kubikmillimeter O_2:

a) in 1,2 ccm dest. Wasser ohne Methylenblau **40**
mit 0,06 % Methylenblau . . . . . **48**, Steigerung **20 %**

b) in 1,2 ccm Bouillon ohne Methylenblau . . **42**
mit 0,06 % Methylenblau . . . . . **70**, Steigerung **65 %**

Auch die verschiedensten Zusätze sind von Einfluss auf die Methylenblauatmung. So steigern Phosphate dieselbe, besonders gegenüber destilliertem Wasser, wie schon früher gezeigt wurde. In gleicher Richtung wirken die Alkohole in kleiner Konzentration. Während diese in höheren Dosen die Atmung selbst gemäss den bekannten Regeln hemmen, nimmt bei nicht zu hoher Alkoholkonzentration die absolute Grösse des Sauerstoffverbrauchs in Methylenblaugegenwart zu. Dies ist auch aus methodischen Gründen zu beachten, weil in vielen Versuchen entweder Thymol oder späterhin meist Phenylurethan in alkoholischer Lösung zu den Suspensionen hinzugefügt wurde (nicht nur zur Unterdrückung der Selbstgärung, sondern auch

um bakterielle Infektion in vielstündigen Versuchen auszuschliessen). Hierbei wird — infolge des Alkoholzusatzes — die Methylenblauatmung gesteigert.

Beispiele für die Wirkung des Äthylalkohols.

[23.] 0,15 g Acetonhefe in 1,5 ccm verdünnter Bouillon verbrauchen in 1 h

ohne Zusatz	**31**	cmm O_2	
mit 2,4 % Alkohol	**32**	„ O_2	
„ 0,05 % Methylenblau	**72**	„ O_2,	Steigerung **130** %
„ 2,4 % Alkohol + 0,05 % Methylenblau	**99**	„ O_2,	Steigerung **220** %

[24.] 0,12 g Acetonhefe in 1,2 ccm verdünnter Bouillon verbrauchen in 1 h' 50':

ohne Zusatz	**60**	cmm O_2	
mit 0,06 % Methylenblau	**127**	„ O_2,	Steigerung **110** %
„ 4 % Alkohol	**41**	„ O_2	
„ 4 % Alkohol + 0,06 % Methylenblau	**155**	cmm O_2,	Steigerung **280** %

[25.] 0,15 g Acetonhefe in 1,5 ccm verdünnter Bouillon verbrauchen in 2 h

ohne Zusatz	**99**	cmm O_2	
mit 0,07 % Methylenblau	**180**	„ O_2,	Steigerung **80** %
„ 3 % Alkohol	**79**	„ O_2	
„ 3 % Alkohol + 0,07 % Methylenblau	**249**	„ O_2,	Steigerung **220** %

Ähnlich verhält sich auch der Methylalkohol; ob auch höhere Alkohole, ist nicht festgestellt. Man könnte daran denken, dass die Steigerung auf einer Bildung von Aldehyd beruht, zumal Aldehyde selbst die Methylenblauatmung auch stark vermehren; doch ist diese Frage nicht weiterverfolgt worden.

7. Wirkung der Narkotika.

Die Narkotika hemmen die Sauerstoffatmung der Acetonhefe in einer Konzentration, die der „Extrakthemmung" in den Versuchen von Warburg entspricht[1]). Diese ist ungefähr gleich der Gärungshemmung der Acetonhefe nach den Versuchen von Warburg und Wiesel[2]). Ausser bei den erwähnten Alkoholen sind die Hemmungen in An- und Abwesenheit von Methylenblau gleich. Dies letztere entspricht dem Verhalten der Acetoncoccen.

---

1) Pflüger's Arch. Bd. 158 S. 19. 1914.
2) Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 465.

Tabelle II.

Zusammensetzung der Lösung	Zeit	Kubikmillimeter O_2 verbraucht	Hemmung %	Methylenblaukonzentration %	Kubikmillimeter O_2 mit Methylenblau	Hemmung %
[26.] 0,15 g: 2,2 ccm verd. Bouillon . . .	1 h	44		0,07	97	
do. + 7% Äthylurethan		9	80	0,07	12	85
[27.] 0,18 g: 2 ccm verd. Bouillon.	1 h 30'	82		0,05	183	
do. + 1% Isobutylurethan.		28	66	0,05	49	70
[28.] 0,18 g: 2,2 ccm verd. Bouillon . . .	1 h	47				
do. + Thymol im Überschuss		22	55			

8. Wirkung der Blausäure.

Das Verhalten gegenüber Blausäure zeigt besonders deutlich, dass es wir es mit einem schon weitgehend veränderten Oxydationsvorgang zu tun haben. Denn dieser für die Zellatmung so stark giftige Stoff ist fast ohne Wirkung darauf. Schon die Atmung der Acetoncoccen war ja viel unempfindlicher gegen Blausäure als die der lebenden; hier aber finden wir, dass selbst $\frac{n}{100}$-HCN nur ganz schwach, etwa 10—20% hemmt; die Indifferenz gegenüber der Methylenblauatmung tritt daher neben der Indifferenz gegenüber der Atmung selbst gar nicht mehr hervor. Dasselbe werden wir bei der Atmung des Lebedew'schen Hefeextrakts wiederfinden.

9. Wird Kohlensäure entsprechend dem Sauerstoffverbrauch gebildet?

Diese Frage lässt sich direkt bei Acetonhefe nicht entscheiden, weil die Selbstgärung zu sehr überwiegt. Dagegen kann man bei Hemmung der Selbstgärung durch Thymol feststellen, dass in diesem Fall jegliche Kohlensäurebildung ausbleibt, also auch der Oxydationsprozess keine veranlasst. Ein sicherer Schluss auf die Atmung in Abwesenheit von Thymol lässt sich daraus nicht ziehen. Mit mehr Erfolg wird diese Frage im dritten Kapitel am Mazerationssaft behandelt werden.

Zweites Kapitel.

Die Atmung gewaschener Acetonhefe.

1. Der wasserlösliche „Atmungskörper" im Extrakt.

Wird die neutralisierte Acetonhefe in der Zentrifuge mit destilliertem Wasser, Salzlösung oder Bouillon gewaschen, so ist die Atmung erloschen; gibt man aber zu ihr den ersten, mit wenig Wasser gewonnenen „Extrakt" wieder hinzu, kehrt die Atmung zurück. Um den sich hier abspielenden Vorgang besser zu verstehen, betrachten wir die quantitativen Verhältnisse:

[29.] 2,7 g Acetonhefe werden mit verdünnter Bouillon + $\frac{n}{10}$-NaOH auf 30 ccm aufgefüllt, 15′ unter Umrühren im Zimmer stehen gelassen, 2 ccm für den Kontrollversuch abpitettiert; dann in zwei graduierten Zentrifugengläsern je 14 ccm zentrifugiert. Der Extrakt, je 11 ccm, abgegossen. Der Bodensatz mit Wasser aufgewirbelt; jeder in ein grosses Zentrifugenglas übergefüllt und dort zweimal mit 80 ccm verdünnter Bouillon gewaschen.

Bodensatz von Glas I mit altem Extrakt auf 14 ccm aufgefüllt.
„ „ „ II „ verd. Bouillon „ 14 ccm „

Im Atmungsversuch zeigt sich:

2 ccm der Kontrolle verbrauchen in 1 h	**66**	cmm O_2
2 ccm aus Glas II: gewaschene Acetonhefe verbrauchen	**1**	„ O_2
2 ccm aus Glas I: gewaschene Acetonhefe + Extrakt verbrauchen	**55**	„ O_2
2 ccm des Extrakts für sich verbrauchen	**7**	„ O_2

Nehmen wir an, die Atmungsgrösse würde bedingt durch einen Stoff, der sich gleichmässig zwischen der Hefe und der wässrigen Lösung verteilt, so kann offenbar der blosse Extraktzusatz die alte Atmung nicht voll wieder hervorrufen wegen des Volumens des Hefeniederschlags. Im obigen Beispiel beträgt derselbe etwa 3 ccm; um $\frac{14}{11}$ ist daher mindestens der Extrakt nach Zusatz zu gewaschener Hefe verdünnt gegenüber der Kontrolle. In der Tat ergibt sich, dass die Geschwindigkeit der wiedererweckten Oxydation ziemlich genau proportional der Konzentration und Menge des zugesetzten Extrakts ist. Füllen wir beispielsweise die gewaschene Acetonhefe in Glas I zunächst mit verdünnter Bouillon bis zur Hälfte auf und dann Extrakt bis zum alten Volumen hinzu, so dass die Extraktkonzentration jetzt genau halb so gross ist wie in der Kontrolle, so ergibt sich in einem derartigen Versuch:

[30.]

a) 2 ccm Hefesuspension (0,18 g) in verdünnter Bouillon, als Kontrolle verbrauchen in 80′ . . . . . **45** cmm O_2
(Je 12 ccm der Suspension zentrifugiert, Extrakt abgenommen, je einmal mit 80 ccm dest. Wasser gewaschen; in Glas I und II mit dest. Wasser auf 6 ccm aufgefüllt.)

b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in dest. Wasser (0,18 g) + 1 ccm dest. Wasser in 80′. . . . . **0** „ O_2

c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in dest. Wasser (0,18 g) + 1 ccm Extrakt in 80′ . . . . . **21** „ O_2

Die alte Atmungsgrösse lässt sich aber ganz wiederherstellen, wenn man den Extrakt in geeigneter Weise konzentriert, zum Beispiel im Vakuum bei 40° C. eingedampft. So ergibt sich zum Beispiel:

]30 a.]

a) 1,2 ccm Hefesuspension (0,1 g) in dest. Wasser in 3 h **94** cmm O_2

b) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe in dest. Wasser (0,1 g) + 6 ccm dest. Wasser in 3 h . . . . . **8** „ O_2

c) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe in dest. Wasser (0,1 g) + 0,6 ccm Extrakt der ursprünglichen Suspension in 3 h . . . . . **49** „ O_2

d) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe in dest. Wasser (0,1 g) + 0,6 ccm im Vakuum eingedickten Extrakt in 3 h **86** „ O_2

Diese Feststellung, dass die Konzentration eines wasserlöslichen Stoffes die Atmungsgrösse bestimmt, hat in zahlreichen Versuchen ihre Bestätigung erfahren. Eine gar zu grosse quantitative Genauigkeit darf man schon aus methodischen Gründen hier nicht verlangen; vor allem wird dies durch die starke Abhängigkeit der Atmung von der Reaktion unmöglich. Doch hat sich immer wieder ergeben, dass man bei Einhaltung möglichst gleichmässiger Bedingungen nach der Menge zugesetzten Extrakts die Grösse der wiedererweckten Atmung vorher sagen und daher auch umgekehrt, bei bestimmten Einwirkungen auf den Extrakt aus der Grösse der dann noch resultierenden Atmungserregung durch ihn, auf die Konzentration des atmungserregenden Stoffes in ihm schliessen kann. Diesen Stoff bzw. Stoffgemisch, dessen Natur uns ausgiebig beschäftigen wird, werde ich im folgenden als „Atmungskörper“ bezeichnen.

Bei den meisten Versuchen ist die Acetonhefe nach Abzentrifugieren des Extrakts im graduierten Glas in der Regel nur einmal mit 80 ccm destilliertem Wasser oder Bouillon gewaschen; es genügt das, um die Atmung fast ganz zu unterdrücken, besonders wenn man mit destilliertem Wasser und nicht mit Bouillon wäscht.

Aus diesem Grunde wurde in allen späteren Versuchen nur destilliertes Wasser benutzt. Die noch übriggebliebene „Restatmung" ist stets so gering, dass sie zu keinen Fehlern Anlass gibt.

Genau wie die Atmung verhält sich die Steigerung der Atmung durch Methylenblau, die „Methylenblauatmung". Auch sie erlischt vollständig durch Waschen der Acetonhefe und wird durch Zugabe des Extrakts wiedererweckt.

Einige Beispiele für das Gesagte sind in der folgenden Tabelle enthalten.

Tabelle III.

Hefesuspension[1])	Waschung	Zusätze	Kubikmillimeter O_2	Versuchszeit
[31.]				
0,22 g in 2,2 ccm verd. Bouillon	—	—	178	3 h 40′
0,22 g in 2,2 ccm verd. Bouillon	—	0,05 % Methylenblau	400	
0,22 g gewaschen in 2,2 ccm verd. Bouillon	2 mal verd. Bouillon	—	3	
0,22 g gewaschen in 2,2 ccm verd. Bouillon	2 mal „ „	0,05 % Methylenblau	14	
[32.]				
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	—	66	1 h 10′
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	0,05 % Methylenblau	140	
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm verd. Bouillon	2 mal verd. Bouillon	—	1	
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm verd. Bouillon	2 mal „ „	0,05 % Methylenblau	3	
0,18 g gewaschen . . .	2 mal „ „	Extraktauffüllung auf 2 ccm	55	
0,18 g „ . . .	2 mal „ „	„ + 0,05 % Meth.	85	
[33.]				
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	—	31	1 h
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	0,05 % Methylenblau	77	
0,27 g gewaschen in 1,5 ccm verd. Bouillon	1 mal verd. Bouillon	—	11	
0,27 g gewaschen in 1,5 ccm verd. Bouillon	1 mal „ „	0,05 % Methylenblau	22	
0,27 g gewaschen . . .	1 mal „ „	Extraktauffüllung a. 1,5 ccm	37	
0,27 g „ . . .	1 mal „ „	„ + 0,05 % Meth.	85	

1) Acetonhefe, sowohl in Bouillon wie in destilliertem Wasser, stets gegen Phenolphthalein mit $\frac{n}{10}$-NaOH neutralisiert.

Tabelle III (Fortsetzung).

Hefesuspension	Waschung	Zusätze	Kubikmillimeter O_2	Versuchszeit
[34.]				
0,18 g in 2,0 ccm dest. Wasser	—	—	40	1 h
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm verd. Bouillon	1 mal verd. Bouillon	—	7	
0,18 g gewaschen in 0,9 ccm dest. Wasser	1 mal „ „	+ 1,2 ccm Extrakt	34	
[35.]				
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	—	45	1 h 20′
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm dest. Wasser	1 mal dest. Wasser	—	0	
0,18 g in 1,0 ccm dest. Wasser	1 mal „ „	+ 1,0 ccm Extrakt	21	
[36.]				
0,18 g in 2,0 ccm dest. Wasser	—	—	153	3 h 40′
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm dest. Wasser	1 mal verd. Bouillon	—	12	
0,18 g in 0,9 ccm dest. Wasser	1 mal „ „	+ 1,1 ccm Extrakt	87	
[37.]				
0,18 g in 2,0 ccm dest. Wasser	—	—	142	3 h
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm dest. Wasser	1 mal verd. Bouillon	—	10	
0,18 g gewaschen in 0,9 ccm dest. Wasser	1 mal „ „	—	74	
[38.]				
0,18 g in 2,0 ccm verd. Bouillon	—	—	57	1 h
0,18 g gewaschen in 2,0 ccm verd. Bouillon	1 mal 0,5%ige NaCl-Lösung	—	0	
0,18 g gewaschen in 1,0 ccm verd. Bouillon	—	+ 1,0 ccm Extrakt	32	

Da die Atmungsgrösse von der Konzentration des wasserlöslichen Atmungskörpers abhängt, verstehen wir jetzt, warum schon in unbehandelter Hefe die Oxydationsgeschwindigkeit mit wachsender Verdünnung zurückgeht. In der Regel wurde sowohl für die Versuche mit ungewaschener Acetonhefe sowie zur Extraktdarstellung eine Verdünnung 0,9 : 10 oder 1 : 10 gewählt, also für eine Versuchsserie 1,8—2 g Acetonhefe auf 20 ccm Flüssigkeit gebracht. Höhere Kon-

zentrationen zu wählen, verbietet sich wegen ihrer Dickflüssigkeit aus methodischen Gründen. Doch schien, auch davon abgesehen, bei weiterer Konzentrierung der Acetonhefe die relative Atmungsgrösse nicht mehr oder nur ganz unbedeutend anzusteigen.

Andererseits wird die Grösse der Atmung aber auch bei gegebener Konzentration des Extrakts durch die Menge der zugesetzten gewaschenen Acetonhefe bestimmt. Bei gleicher Extraktkonzentration und halber Menge Acetonhefe ist die Atmung nur etwa halb so gross. Wenn man daher sowohl Extrakt als gewaschene Acetonhefe auf die Hälfte herabsetzt, ist die resultierende Atmung nicht gleich der Hälfte, sondern höchstens gleich einem Viertel der Kontrollatmung. Es entspricht dies ungefähr dem Versuch [10] bei ungewaschener Hefe.

Beispiele:

[39.] 1,9 g Acetonhefe in 20 ccm verdünnter Bouillon (Thymolzusatz). Je 10 ccm zentrifugiert in graduiertem Rohr I und II, mit je 80 ccm verdünnter Bouillon gewaschen, Rohr I mit Extrakt auf 5 ccm gebracht, Rohr II mit verdünnter Bouillon auf 5 ccm.

I a)	1,0 ccm Acetonhefe (0,19 g) + 1 ccm Extrakt (zusammen etwa 1,6 ccm Extrakt) verbrauchen in 2^h 20′	**138**	cmm O_2
I b)	0,5 ccm Acetonhefe (0,095 g) + 1,5 ccm Extrakt (zusammen 1,8 ccm Extrakt) verbrauchen in 2^h 20′	**68**	„ O_2
II c)	1,0 ccm Acetonhefe (0,19 g) + 1 ccm verdünnter Bouillon (zusammen etwa 0,6 ccm Extrakt) verbraucht in 2^h 20′	**45**	„ O_2
II d)	1,0 ccm Acetonhefe in verdünnter Bouillon (0,19 g) + 1 ccm verdünnter Bouillon (ohne Extrakt) verbrauchen in 2^h 20′	**5**	„ O_2
II e)	1,0 ccm Acetonhefe in verdünnter Bouillon (0,19 g) + 0,5 ccm Extrakt + 0,5 ccm verdünnter Bouillon (0,5 ccm Extrakt) verbrauchen in 2^h 20′	**40**	„ O_2

[40.] 2,0 g Acetonhefe in 24 ccm dest. Wasser, je 12 ccm zentrifugiert, einmal mit 80 ccm verdünnter Bouillon gewaschen.

Rohr I mit Extrakt, Rohr II mit verdünnter Bouillon aufgefüllt.

I a)	1,0 ccm Acetonhefe (0,18 g) in Extrakt + 1,0 ccm Extrakt (Extrakt etwa 1,5 ccm) verbrauchen in 3^h 40′	**143**	cmm O_2
I b)	0,5 ccm Acetonhefe (0,09 g) in Extrakt + 0,5 ccm Extrakt (Extrakt 0,7 ccm) verbrauchen in 3^h 40′	**24**	„ O_2
II c)	1,0 ccm Acetonhefe (0,18 g) in Bouillon + 1,0 ccm dest. Wasser (Extrakt 0 ccm) verbrauchen in 3^h 40′	**9**	„ O_2
II d)	1,0 ccm Acetonhefe (0,18 g) in Bouillon + 1,0 ccm Extrakt (Extrakt 1,0 ccm) verbrauchen in 3^h 40′	**110**	„ O_2

Der erste Versuch zeigt, wie bei gleicher Acetonhefemenge die Atmungsgrösse genau mit der Extraktmenge variiert, bei gleicher

Extraktmenge dagegen mit der Menge Acetonhefe. Der zweite Versuch zeigt dementsprechend, dass bei Herabsetzung von Extrakt und Acetonhefe auf die Hälfte die Atmung weniger als ein Viertel beträgt. In der Tat fällt die Atmung unter diesen Umständen noch etwas mehr, als der Rechnung entspricht.

Eine Beobachtung, die in qualitativer Hinsicht dem Verschwinden und Wiederauftreten der Methylenblauatmung gleichgesetzt werden kann, ist, wie ich inzwischen aus der Referatenliteratur ersehen habe, kürzlich von Harden und Norris gemacht[1]). Sie fanden, dass die Reduktionsfähigkeit von Acetonhefe und der Lebedew'schen Trockenhefe gegenüber Methylenblau beim Waschen mit Wasser erlischt und durch Zugabe der Extrakte wieder hervorzurufen ist. Doch haben sie diesen Vorgang nicht in Beziehung zur Sauerstoffatmung der Acetonhefe gesetzt, die ihnen offenbar nicht bekannt geworden ist, sondern sich nur bemüht, durch Zugabe von verschiedenen Stoffen, besonders Aldehyden, die Reduktionsfähigkeit wieder hervorzurufen. Diese stellen aber, wie ich fand, den ursprünglichen Oxydationsvorgang nicht wieder her und wirken nur in ausserordentlich abgeschwächtem Maasse reduzierend, im Vergleich zu ungewaschener Acetonhefe. Ich glaube nicht, dass hieraus ein Schluss auf die in der Acetonhefe wirksamen Substanzen zu ziehen ist; dagegen werden wir in der folgenden Arbeit einen anderen Stoff aufzeigen, der in vieler Hinsicht die Eigenschaften des Atmungskörpers besitzt und gleichzeitig des „Reduktionskörpers". Denn diese Feststellung ist für das Verständnis der „Methylenblauatmung" und damit auch des Reduktionsvorgangs von grosser Wichtigkeit: Immer, wenn durch Beeinflussung des Extrakts oder der extrahierten Hefe, ebenso des Mazerationssaftes der Oxydationsvorgang erlischt, verschwindet auch die Methylenblauatmung; wird ersterer restituiert, vermehrt oder abgeschwächt, so gilt ein gleiches von dem Sauerstoffmehrverbrauch durch Methylenblau und damit auch von der Reduktionskraft. Hierfür werden wir im folgenden die verschiedensten Beispiele kennen lernen. Aber mit dieser Regel soll nicht gesagt sein, dass nun auch stets die Veränderung der Atmung und der Methylenblauatmung quantitativ über-

1) Biochem. Journ. vol. 8 p. 100. 1914, vol. 9 p. 330. 1915. (Zitiert nach Chem. Zentralbl.)

einstimmt. Dies ist schon wegen der grossen Variabilität der letzteren kaum zu erwarten, doch zeigen sich in einzelnen seltenen Fällen auch systematische Abweichungen, wo zum Beispiel die Atmung stets etwas stärker restituiert wird als die Methylenblauatmung. Ein solcher Fall wird später, im dritten Kapitel, erwähnt werden.

2. Die Eigenschaften des Atmungskörpers.

Um die Natur des Atmungskörpers zu analysieren, brauchen wir den Extrakt nur irgendwelchen Einwirkungen auszusetzen und ihn dann zu gewaschener Acetonhefe hinzuzugeben; vergleichen wir mit der so resultierenden Sauerstoffatmung diejenige, die durch Zugabe des unbeeinflussten Extraktes in der Acetonhefe „erregt" wird, so haben wir ein Maass für die Veränderung des Atmungskörpers im Extrakt. In ähnlicher Weise können wir auch auf die extrahierte Hefe einwirken und unveränderten Extrakt hinzusetzen, um die Eigenschaften der in der gewaschenen Hefe atmungswirksamen Substanz kennenzulernen.

a) Beschränkte Thermostabilität des Atmungskörpers.

Diese beiden Komponenten, in die das Atmungssystem zerlegt werden kann, haben nun völlig verschiedene Eigenschaften: Die extrahierte Hefe ist thermolabil, der Atmungskörper beschränkt thermostabil. Kocht man die extrahierte Hefe auf und gibt sie zu unbehandeltem Extrakt hinzu, so ist die Atmung fast erloschen; kocht man den Extrakt auf und gibt ihn zu unveränderter, extrahierter Acetonhefe hinzu, so ändert sich die Atmung und Methylenblauatmung nicht gegenüber der Benutzung ungekochten Extraktes.

Beispiele:

[41.] Acetonhefesuspension 0,8 : 10 in verdünnter Bouillon, einmal gewaschen. Je 0,2 g in 2 ccm benutzt. Sauerstoffverbrauch in 1 h:

Gewaschene Acetonhefe mit verd. Bouillon aufgefüllt	**1**	cmm	O_2
Gewaschene Acetonhefe mit Extrakt	**40**	„	O_2
Gewaschene Acetonhefe mit Extrakt + 0,05 % Methylenblau	**137**	„	O_2
Gewaschene Acetonhefe gekocht, mit Extrakt . . .	**4**	„	O_2
Gewaschene Acetonhefe gekocht, mit Extrakt + 0,05 % Methylenblau	**13**	„	O_2
2 ccm Extrakt für sich	**1**	„	O_2
2 ccm Extrakt für sich + 0,05 % Methylenblau . .	**5**	„	O_2

[42.] Acetonhefesuspension 0,9 : 10 in verdünnter Bouillon einmal gewaschen.

Je 0,27 g in 1,5 ccm benutzt. Sauerstoffverbrauch in 1 h:

Auffüllung mit unbehandeltem Extrakt	**37**	cmm O_2
Auffüllung mit unbehandeltem Extrakt + 0,05 % Methylenblau	**85**	„ O_2
Auffüllung mit gekochtem Extrakt	**41**	„ O_2
Auffüllung mit gekochtem Extrakt + 0,05 % Methylenblau	**74**	„ O_2

Der erste Versuch zeigt die Thermolabilität der extrahierten Hefe, der zweite die Thermostabilität des Extrakts. Diese ist aber doch keine unbeschränkte: Durch längeres Erhitzen auf dem Wasserbad wird der Atmungskörper in seiner Wirksamkeit geschwächt. Dampft man völlig zur Trockne ein und nimmt den Rückstand wieder in Wasser auf, so ist die Wirkungsstärke schon erheblich herabgesetzt, aber doch noch nicht erloschen. Wird der Trockenrückstand des Extrakts geglüht, so wird der Atmungskörper zerstört. Ohne oder mit ganz geringfügiger Schädigung lässt sich der Extrakt im Vakuum bei etwa 40° C. zur Trockne eindampfen. Schneller und bequemer gelingt die Konzentrierung des Atmungskörpers auf dem kochenden Wasserbad unter Absaugen der Luft durch die Wasserstrahlpumpe. Die berechenbare Schädigung liegt dann zwischen der bei gewöhnlichem Eindampfen und Vakuumeindunstung. Dies Verfahren wurde immer gewählt, wo es auf schnelle Konzentrierung des Extrakts ankam. Den Grad der Schädigung kann man jeweils bestimmen, wenn man die ursprüngliche Extraktkonzentration wiederherstellt und die so erregte Atmungsgrösse mit der vergleicht, die man bei Benutzung unbehandelten Extrakts erhält. Man kann aber auch den eingedampften Extrakt konzentrierter verwenden und den Ausschlag mit dem vergleichen, der sich dann für ungeschädigten Extrakt berechnen lassen würde. Dies gilt jedoch nur, wenn die Ausschläge nicht erheblich grösser sind als bei unbehandeltem Extrakt. Denn die Atmungsgrösse steigt bei wachsender Konzentrierung des Atmungskörpers schliesslich nicht mehr, eigentlich nie über den Wert, der sich in der gleichen Menge ungewaschener Acetonhefe bei Verdünnung 1 : 10 ergibt.

Beispiele:

[43.] Je 12 ccm (1 g) Acetonhefe in dest. Wasser zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen, I mit Extrakt, II mit verdünnter Bouillon auf 6 ccm aufgefüllt. In 3 h 40′:

I a)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe (0,16 g) in Extrakt + 1 ccm Extrakt	**143**	cmm O_2
II b)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt	**110**	„ O_2
II c)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt, auf Wasserbad von 100° C. dreifach eingedickt	**163**	„ O_2
II d)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt, auf Wasserbad zur Trockne eingedampft; mit Wasser aufgenommen, dreifach eingedickt	**50**	„ O_2
II e)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + Trockenrückstand geglüht; in 1 ccm Wasser aufgenommen, zweifach eingedickt	**7**	„ O_2
II f)	1,0 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm dest. Wasser	**9**	„ O_2

Aus c ergibt sich schon eine gewisse Schädigung beim Eindampfen (da die Atmung sonst über 200 sein würde); aus d eine sehr viel grössere beim Eindampfen zur Trockne. Endlich e ist gleich f. Der Atmungskörper ist zerstört.

[44.] Je 12 ccm (1 g) Acetonhefe in dest. Wasser zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen, I mit Extrakt, II mit verdünnter Bouillon auf 6 ccm gebracht. In 3 h 20′:

I a)	1 ccm gewaschene Acetonhefe in Extrakt + 1 ccm Extrakt	**125**	cmm O_2
II b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt	**92**	„ O_2
II c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt, im Vakuum bei 40° C. zur Trockne eingedampft, mit Wasser aufgenommen, vierfach eingedickt	**192**	„ O_2
II d)	1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,3 ccm des im Vakuum vierfach eingedickten Extrakts . . .	**128**	„ O_2
II e)	1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm dest. Wasser	**8**	„ O_2

Hier ergibt sich aus d, dass die Atmungserregung durch die Vakuumeindampfung nicht nachgelassen hat, denn die Extraktkonzentration ist eher kleiner als die von a. Bei verdoppelter Konzentrierung des Extrakts über die Ausgangskonzentration c erhält man aber keine dementsprechend gesteigerte Atmung, wie schon oben hervorgehoben wurde; die Atmung ist vielmehr gleich der berechneten Ausgangsatmung.

[45.] 25 ccm (2,2 g) Acetonhefe in dest. Wasser, 12 ccm zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen. Auf 6 ccm mit dest. Wasser aufgefüllt, in 3 h:

a)	1,2 ccm ungewaschene Hefesuspension (0,1 g) + 0,3 ccm Bouillon	**94**	cmm O_2

b) 1,2 ccm ungewaschene Hefesuspension + 0,3 ccm Bouillon + 0,05 % Methylenblau . . . . . **131** cmm O_2
c) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe (0,1 g) + 0,6 ccm Extrakt + 0,3 ccm Bouillon . . . . . **49** „ O_2
d) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,6 ccm Extrakt, im Vakuum bei 40° C. fast zur Trockne, mit Wasser aufgenommen, vierfach eingedickt + 0,3 ccm Bouillon **86** „ O_2
e) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,6 ccm gleichen, vierfach eingedickten Extrakt + 0,3 ccm Bouillon + 0,05 % Methylenblau . . . . . **170** „ O_2
f) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,15 ccm gleichen, vierfach eingedickten Extrakt + 0,3 ccm Bouillon **33** „ O_2
g) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,15 ccm vierfach eingedickten Extrakt + 0,3 ccm Bouillon + 0,05 % Methylenblau . . . . . **46** „ O_2
h) 0,6 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,6 ccm dest. Wasser + 0,3 ccm Bouillon . . . . . **3** „ O_2

Hier ist (f < c) eine geringe Schädigung des Extrakts durch Eindampfen anzunehmen, wenn man von möglichen Versuchsungenauigkeiten absieht. Der Wert von d (konzentrierter Extrakt) steigt wieder nicht über die Ausgangsatmung. Man sieht ferner, dass die Methylenblauatmung mit der Atmung variiert, wenn auch keine quantitative Proportionalität herrscht.

[46.] 26 ccm (2,2 g) Acetonhefe zentrifugiert, einmal mit dest. Wasser gewaschen; auf 13 ccm aufgefüllt in 3 h 30′:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (0,085 g) in verdünnter Bouillon + 1 ccm dest. Wasser . . . . **5** cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (0,085 g) + 1 ccm Extrakt . . . . . **50** „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (0,085 g) + 1 ccm Extrakt, auf Wasserbad vierfach eingedickt. . . **78** „ O_2

b) Alkoholfällung des Extrakts.

Der Atmungskörper lässt sich aus dem Extrakt durch Alkohol ausfällen. Beträgt die Alkoholkonzentration nach Zusatz zum Extrakt etwa 75 %, so ist nur weniger als ein Drittel gefällt, der Rest ist im alkoholischen Filtrat geblieben und lässt sich zum Teil durch Eindampfen desselben wiedererhalten; enthält aber das Fällungsgemisch etwa 85 % Alkohol, so ist die allergrösste Menge ausgefallen, und nach Abfiltrieren und Aufschwemmen in Wasser durch die Atmungserregung nachzuweisen. Beim Mazerationssaft werden wir unter diesen Umständen sogar eine quantitative Ausfällung erhalten, die beim Acetonhefeextrakt nie gelungen ist.

Beispiele:

[47.] 1,4 g Acetonhefe in 15 ccm dest. Wasser zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen, mit Bouillon auf 7 ccm auf-

gefüllt. Vom Extrakt 8 ccm mit 24 ccm absolutem Alkohol versetzt (75 %), abfiltriert, mit absolutem Alkohol gewaschen; in 1,3 ccm dest. Wasser gelöst. Alkoholisches Filtrat eingedunstet, auf 1,3 ccm gebracht. In 1 h:

a) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm dest. Wasser . . . . . 4 cmm O_2
b) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm Extrakt . . . . . 31 „ O_2
c) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm Aufschwemmung des Alkoholniederschlages (sechsfach Extrakt) . . . . . 11 „ O_2
d) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm eingedunstetes Filtrat (sechsfach Extrakt) . . . . 27 „ O_2

[48.] Acetonhefe (1,3 g) in 15 ccm dest. Wasser zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen, auf 7,5 ccm mit verdünnter Bouillon aufgefüllt. Vom Extrakt 4 ccm mit 12 ccm absolutem Alkohol versetzt (75 %), abfiltriert, in 1,3 ccm Wasser aufgeschwemmt. In 3 h 40′:

a) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm dest. Wasser . . . . . 12 cmm O_2
b) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm Extrakt . . . . . 87 „ O_2
c) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm Niederschlagsaufschwemmung (dreifach Extrakt) . 33 „ O_2

[49.] Acetonhefe (1,3 g) in 15 ccm dest. Wasser zentrifugiert, einmal mit verdünnter Bouillon gewaschen, auf 7,0 ccm aufgefüllt. 10 ccm Extrakt auf Wasserbad unter Absaugen eingedickt auf 3 ccm. Davon 2 ccm + 10 ccm absoluten Alkohol (84 %); mit absolutem Alkohol gewaschen, an Luft getrocknet, in 1,2 ccm Wasser aufgeschwemmmt. Filtrat auf Wasserbad eingedunstet zur Trockne, in 1,2 ccm dest. Wasser aufgenommen. In 3 h:

a) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm dest. Wasser . . . . . 10 cmm O_2
b) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm Extrakt . . . . . 74 „ O_2
c) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,08 g) + 1,1 ccm Extrakt dreifach eingedickt . . . . . 83 „ O_2
d) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe (0,8 g) + 1,1 ccm Niederschlagsaufschwemmung (1,6fach konzentriert gegenüber eingedicktem Extrakt) . . . . . 93 „ O_2
e) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm eingedunstetes Filtrat (1,6fach konzentriert gegenüber eingedicktem Extrakt) . . . . . 22 „ O_2

[50.] Vgl. Versuch [46]. 2,2 g Acetonhefe gewaschen, auf 1,3 ccm aufgefüllt. 18 ccm Extrakt auf 4,5 ccm eingedickt. Davon 2,7 ccm + 20 ccm absoluter Alkohol (85 %). Niederschlag wieder in 2,7 ccm Wasser aufgeschwemmt. Filtrat eingedunstet, mit 2,3 ccm dest. Wasser aufgenommen. In 3 h 30′:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser . . . . . 5 cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm eingedickter Extrakt . . . . . 78 „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Niederschlagsaufschwemmung (= eingedicktem Extrakt) 57 „ O_2
d) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Niederschlagsaufschwemmung + 0,05 % Methylenblau . 110 „ O_2
e) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm eingedunstetes Filtrat (= 1,2fach gegenüber eingedicktem Extrakt) . . . . . 17 „ O_2

d zeigt, dass die Steigerung durch Methylenblau erhalten geblieben ist.

Von anderen Einwirkungen auf den Extrakt erwähne ich, dass sich der Atmungskörper durch Äther nicht ausschütteln lässt: Der Ätherrückstand ist wirkungslos, während die wässerige Lösung nach Verdunsten des Äthers etwa die halbe Atmungserregung gibt. Ebenso erhält man nach Fällung des Eiweisses mit Kaolin im Filtrat noch etwa die halbe Wirksamkeit, während der Rest nicht mehr nachweisbar ist.

c) Ultrafiltration des Extrakts.

Durch ein Berkefeld-Filter geht der Atmungskörper ungeschwächt hindurch, nicht aber durch ein Ultrafilter. Wegen der zahlreichen im folgenden beschriebenen Ultrafiltrationsversuche seien einige methodische Bemerkungen vorangeschickt. Ein Bechhold'scher Apparat stand mir nicht zur Verfügung. Es wurden alle Ultrafiltrationen mit der einfachen Zsigmondy'schen Nutsche vorgenommen, die an eine Wasserstrahlpumpe angeschlossen wird [1]). In einer Beziehung ist dieser Apparat unvollkommen, darin, dass man sich die Membranen selbst herstellen muss, und dass diese trotz der ziemlich grossen Übung, die man sich mit der Zeit in ihrer Herstellung erwirbt, doch in ihrer Durchlässigkeit nicht ganz gleichmässig ausfallen. Ob hier die kürzlich von W. Brown angegebene Methode weiter hilft, vermag ich nicht zu entscheiden [2]). Am zweckmässigsten wäre es daher, die vergleichenden Versuche einer Serie alle mit derselben Membran zu machen; aber abgesehen von ihrer beschränkten Haltbarkeit

1) Von Warmbrunn & Quilitz, Berlin.

2) Biochem. Journ. vol. 9 p. 591. 1915. (Zitiert nach Chem. Zentralbl.) Längeres Eintauchen der lufttrockenen Membranen nach der Herstellung in Alkohol-Wassergemische bestimmter Zusammensetzung. Je grösser die Alkoholkonzentration, um so höher die Durchlässigkeit.

nimmt auch die Durchlässigkeit einer Membran bei mehrfacher Benutzung allmählich zu; wahrscheinlich wegen der jedesmaligen Dehnung beim Festsaugen auf die Filterplatte (vielleicht spielt auch die Aufbewahrung der Membranen in alkoholhaltigem Wasser eine Rolle, woran man nach den Versuchen von W. Brown denken kann). Übrigens kommt dies alles nur für die Versuche dieses Abschnittes in Betracht. Die späterhin zu beschreibende Zurückhaltung des „Enzyms" war stets vollkommen. Die Schwankungen der Durchlässigkeit halten sich also jedenfalls in beschränkten Grenzen.

Andererseits bietet der Apparat mehrere Vorteile vor anderen — abgesehen von seiner Billigkeit —, dass man wenige Kubikzentimeter ohne Verlust ultrafiltrieren kann, sowohl das Ultrafiltrat quantitativ (im Reagenzglas) auffangen, als den Rückstand leicht und vollständig erhalten kann; dass man ferner während der Filtration genau die durchgehende Flüssigkeitsmenge messen und in berechenbarer Weise mit Wasser nachwaschen kann, ohne die Durchsaugung abzustellen. Trotz des geringen Druckes von einer Atmosphäre ist auch die Durchflussgeschwindigkeit nicht erheblich langsamer als zum Beispiel bei dem Bechhold'schen Apparat, weil die Membranen entsprechend dünner sind. Sie hängt wesentlich von der Viskosität der Lösung ab, ist daher ziemlich gross bei dem Acetonhefeextrakt, aber sehr klein bei dem schwerflüssigen Mazerationssaft. Geringe Abweichungen von den Vorschriften Zsigmondy's erwiesen sich vorteilhaft: 1. Der obere Glasring des Apparats wurde durch einen auf einer Gummischeibe ruhenden Messingring ersetzt, so dass die Klammern fester angezogen werden konnten und die Dichtung verbessert wurde. 2. Die Membranen wurden aus sehr viel konzentrierterem Kollodium, aber mit 96 % Alkohol hergestellt, so dass sie viel dicker und daher haltbarer, aber doch nicht so viel schwerer durchlässig ausfielen. Das Kollodium war durch Lösung von Zelloidin (Schering) in gleichen Volumina 96 % Alkohol und Äther gewonnen, etwa 6—8 %. Derartig dicke Membranen sind recht gut haltbar; die Mehrzahl aller Ultrafiltrationsversuche konnte während zweier Monate mit derselben Membran gemacht werden. Auch bleiben sie beim Aufbewahren tellerförmig, so dass sie bei späterer Benutzung nicht mehr stark gedehnt werden.

Die „Molekülgrösse" bzw. Aggregatgrösse des Atmungskörpers fällt gerade etwa mit der durchschnittlichen Porosität der Membran zusammen. Durch frische Ultrafilter wird er zum grösseren Teil zurück-

gehalten. Dementsprechend reichert er sich im Rückstand stark an und geht nur in geringfügiger Konzentration ins Ultrafiltrat über. Bei jeder folgenden Benutzung derselben Membran nimmt die Durchlässigkeit für ihn zu. Bei alten, viel benutzten Membranen zeigt das Ultrafiltrat nur mehr eine geringe Abschwächung der Wirksamkeit, ohne dass eine messbare Konzentrierung über der Membran zu finden ist.

Durch Waschen mit Wasser kann man mit geeigneten Membranen einen von dialysierbaren Bestandteilen befreiten, noch wirksamen Rückstand erhalten. Doch ist die Wirkungsstärke natürlich sehr abgesunken gegenüber dem ungewaschenen Rückstand und würde bei weiterer Waschung schliesslich auf Null herabgehen. Ein solcher Versuch ist unter Nr. [54] beschrieben.

Beispiele: I. Versuche mit derselben Membran an aufeinanderfolgenden Tagen:

[51.] Zweimal je 12 ccm Acetonhefe (1 g) zentrifugiert, einmal gewaschen, auf 6 ccm mit Bouillon aufgefüllt. 8 ccm Extrakt in 20′ ultrafiltriert. In 1 h 20′:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm verdünnte Bouillon . . . . . **5** cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Extrakt . **46** „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Ultrafiltrat **8** „ O_2

Im Ultrafiltrat nur 10 % des Atmungskörpers.

[52.]

	In 1 h 10′	3 h 20′
Genau wie [51]; am folgenden Tage.		
a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	**3**	8 cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Extrakt	**41**	**92** „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Ultrafiltrat	**12**	**27** „ O_2

Nach beiden Zeiten berechnet: Im Ultrafiltrat 20—30 % des Atmungskörpers.

[53.] Am dritten Tage: 1,8 g Acetonhefe in 20 ccm verdünnter Bouillon, davon 15 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf 7,5 ccm mit Bouillon aufgefüllt.

9 ccm Extrakt ultrafiltriert. Rückstand: 0,3 ccm mit 0,6 ccm dest. Wasser aufgenommen. In 1 h:

a) 2 ccm (ungewaschene) Acetonhefe in verdünnter Bouillon . . . . . **57** cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm dest. Wasser . . . . . **0** „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Extrakt . . . . . **32** „ O_2

d) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 0,5 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm verdünnter Ultrafilterrückstand (= 0,17 ccm unverdünnter Rückstand = 5 ccm Extrakt) . . . . . **64** „ O_2
e) 1 ccm gewaschene Acetonhefe in Bouillon + 1 ccm Ultrafiltrat . . . . . **18,5** „ O_2

Nach e berechnet: 60 % des Atmungskörpers im Ultrafiltrat. Die Eindickung der zurückgebliebenen 40 % führt dazu, dass nur 0,17 ccm Rückstand die Atmung doppelt so stark erregt wie 1 ccm Extrakt und ebenso stark wie die Atmung der Ausgangssuspension.

II. Andere Membranen.

[54.] 2,4 g Acetonhefe in 27 ccm dest. Wasser, davon zweimal je 12 ccm zentrifugiert, gewaschen, je auf 6 ccm aufgefüllt. 17 ccm ultrafiltriert. Rückstand: 1,8 ccm auf 4 ccm gebracht. 2,2 ccm zurückbehalten (Rückstand I), 1,8 ccm des Rückstandes auf dem Ultrafilter mit 15 ccm Wasser gewaschen, auf 0,6 ccm eingedickt, wieder auf 1,8 ccm gebracht (Rückstand II. Waschung = Dialysatverdünnung mit der 27fachen Wassermenge). In 1 h:

a) 2 ccm ursprüngliche Hefesuspension . . . . . **47** cmm O_2
b) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm dest. Wasser . . . . . **1** „ O_2
c) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm Extrakt **20** „ O_2
d) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm Rückstand I (= 0,5 ccm unverdünnter Rückstand = 4 ccm Extrakt) . . . . . **46** „ O_2
e) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,5 dest. Wasser + 0,55 ccm Rückstand I (= 0,25 ccm unverdünnter Rückstand = 2 ccm Extrakt) . . . . **18** „ O_2
f) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm Rückstand II (= 4 ccm Extrakt). . . . . **22** „ O_2
g) 0,9 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm Ultrafiltrat . . . . . **11** „ O_2

Im Ultrafiltrat 50 % des Atmungskörpers. Dementsprechend Eindickung über dem Ultrafiltrat: Rückstandsmenge von 2 ccm Extrakt erregt die Atmung wie 1 ccm Extrakt, Rückstandsmenge entsprechend 4 ccm Extrakt erregt wie 2 ccm bzw. wie die Ausgangssuspension. Durch Waschen des Rückstands sinkt dessen Wirkungsstärke.

[55.] 2,2 g Acetonhefe in 25 ccm dest. Wasser, davon zweimal je 11 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf 6,0 ccm mit dest. Wasser aufgefüllt.

15 ccm Extrakt dreimal hintereinander durchs Ultrafilter gesaugt, am Schluss 4 ccm Rückstand zurückbehalten. In 2 h 20′:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser . . . . . **1** cmm O_2
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Extrakt **45** „ O_2
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Rückstand (= 3,5 ccm Extrakt). . . . . **152** „ O_2

[56.] 2,5 g in 30 ccm verdünnter Bouillon, zweimal je 13 ccm zentrifugiert, gewaschen, je auf 6,5 ccm aufgefüllt mit Bouillon. 20 ccm Extrakt ultrafiltriert. 18 ccm Ultrafiltrat bei 40° C. im Vakuum auf 1 ccm eingedunstet, auf 2,7 ccm Flüssigkeit gebracht. In 1 h:

a)	2 ccm ursprüngliche Hefesuspension	52	cmm O_2
b)	2 ccm ursprüngliche Hefesuspension + 0,05 % Methylenblau	138	„ O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	2	„ O_2
d)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,5 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm eingedicktes Ultrafiltrat (= 3 ccm Extrakt)	30	„ O_2
e)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,5 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm eingedicktes Ultrafiltrat + 0,05 % Methylenblau	86	„ O_2

Dieser letzte Versuch soll zeigen, dass trotz der mannigfaltigen Einwirkungen auf den Extrakt: Ultrafiltration, Eindampfen des Ultrafiltrats und Verdünnen die Methylenblausteigerung der Atmung verhältnismässig dieselbe ist wie in der unbehandelten Acetonhefe.

d) Sauerstoffverbrauch des Extrakts und Zerstörung des Atmungskörpers.

Aus mehreren der hier angeführten Versuche war schon zu ersehen, dass auch der Extrakt für sich ohne Zugabe zur extrahierten Hefe einen — allerdings sehr geringen — Sauerstoffverbrauch zeigt. Diese Sauerstoffzehrung verhält sich nun in mancher Beziehung ähnlich wie die des Systems: Extrahierte Hefe + Extrakt, zum Beispiel wird sie durch Methylenblau gesteigert. Entsprechend ist auch der Extrakt für sich imstande, Methylenblau zu reduzieren. Aber in einem Punkt weicht diese Oxydation fundamental von der der Acetonhefe ab. Sie steigt nämlich im geraden Gegensatz zu dieser mit zunehmender Alkaleszenz stark an. Es fällt nun auf, dass der Abfall der Acetonhefeatmung bei alkalischer Reaktion stark progressiv ist. Ist dieser Abfall vielleicht durch eine oxydative Zerstörung des Atmungskörpers in alkalischer Lösung hervorgerufen? Dies lässt sich experimentell prüfen. Der Extrakt wird alkalisch gemacht, mehrere Stunden bei höherer Temperatur an der Luft gehalten und nach Neutralisation zu gewaschener Acetonhefe zugesetzt, dann die Atmungserregung mit der des unbehandelten bzw. neutral gehaltenen und entsprechend verdünnten Extrakts verglichen. Derartige Versuche mit „Inkubation“ des Extrakts wurden mit verschiedenen Modifikationen ausgeführt. Stets wurde der inkubierte Extrakt mit

Phenylurethan gesättigt, um Bakterieninfektion zu verhindern. (Auch sonst wurde zu allen länger dauernden Versuchen Phenylurethan hinzugegeben, was nicht besonders erwähnt wird.)

Zur Inkubation wurde entweder gewöhnlicher oder eingeengter Extrakt benutzt, diese bei 29 oder 36° C. für mehrere Stunden vorgenommen, wobei eine neutrale und eine alkalische Probe benutzt wurde, während eine dritte neutrale auf Eis blieb.

In allen Fällen ergibt sich, dass der alkalisch inkubierte Extrakt die Atmung schlechter erregt als der neutral inkubierte, dieser aber wiederum meist schlechter als der auf Eis gestandene. Die Unterschiede im ersten Fall sind bei 36° C. grösser als bei 29° C.

Wenn dieses also ganz im Sinne der Hypothese ist, dass die Steigerung der Oxydation des Extrakts durch Alkali einer Schädigung des Atmungskörpers entspricht, so sei doch betont, dass damit allein der progressive Abfall der Atmung in alkalischer Lösung nicht erklärt wird. Vielmehr wird auch das „Enzym" in der extrahierten Hefe dadurch geschädigt. Mit der Azetonhefe habe ich keine diesbezüglichen Versuche gemacht, aber ganz analoge mit dem Mazerationssaft, die, wie wir sehen werden, mit den hier beschriebenen in Parallele zu setzen sind. Dort ergibt sich, dass die irreversible Schädigung des „Enzyms" in alkalischer Lösung noch grösser ist als die des Atmungskörpers.

Beispiele: I. Sauerstoffverbrauch des Extrakts und Reaktion.

[57.] 2,2 g Acetonhefe in 22 ccm Wasser; 15 ccm zentrifugiert. In 3^h 30′:

a)	2 ccm ursprüngliche Suspension	**101**	cmm O_2
b)	2 ccm Extrakt + 0,2 ccm dest. Wasser (p_H etwa 7,5—8)	**7**	„ O_2
c)	2 ccm Extrakt + 0,2 ccm dest. Wasser + 0,02 % Methylenblau	**29**	„ O_2
d)	2 ccm Extrakt + 0,2 $\frac{n}{10}$-NaOH (p_H 8,5—9)	**12**	„ O_2

[58.] 2 g Acetonhefe in 20 ccm Wasser; 15 ccm zentrifugiert und gewaschen. 11 ccm Extrakt bei 65° C. auf 4,5 ccm im Vakuum eingedampft. In 2^h 40′:

a)	1,7 ccm eingeengter Extrakt + 0,15 ccm dest. Wasser (p_H etwa 8)	**11**	cmm O_2
b)	1,7 ccm eingeengter Extrakt + 0,15 n NaOH (p_H 9,5)	**29**	„ O_2

[59.] 4 g Acetonhefe in 40 ccm Wasser, zweimal je 15 ccm zentrifugiert, gewaschen. 20 ccm Extrakt bei 50° C. im Vakuum auf 10 ccm eingeengt.

	In 2 h 40′	5 h	
a) 2 ccm ursprüngliche Hefesuspension + 0,2 ccm dest. Wasser (p_H etwa 7)	**107**	**191**	cmm O_2
b) 2 ccm ursprüngliche Hefesuspension + 0,15 n NaOH (p_H etwa 9,5)	**35**	**48**	„ O_2
c) 2 ccm eingedickter Extrakt + 0,2 ccm dest. Wasser (p_H etwa 7,5)	—	**9**	„ O_2
d) 2 ccm eingedickter Extrakt + 0,2 n NaOH (p_H etwa 10—11)	—	**25**	„ O_2

Dieser Versuch zeigt den starken Gegensatz zwischen der Atmung der Acetonhefe und der des Extrakts, sowie das starke zeitliche Absinken der ersteren in Alkali.

II. Extraktinkubation.

[60.] Vgl. Versuch [58]. Eingeengter Extrakt, neutral: 1,7 ccm + 0,15 ccm dest. Wasser; alkalisch: 1,7 ccm + 0,15 n NaOH. $3^1/_2$ h bei 29° C. inkubiert. In 2 h 10′:

a) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm dest. Wasser	**0**	cmm O_2
b) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm Extrakt (4 h auf Eis, neutral) + 0,5 ccm dest. Wasser . .	**86**	„ O_2
c) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm neutral inkubierter Extrakt + 0,4 ccm dest. Wasser . .	**59**	„ O_2
d) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm alkalisch inkubierter Extrakt + 0,4 $\frac{n}{10}$-HCl.	**47**	„ O_2

[61.] Vgl. Versuch [59]. Eingeengter Extrakt $5^1/_2$ h bei 29° C. inkubiert; neutral: 2 ccm + 0,2 ccm dest. Wasser; alkalisch: 2 ccm + 0,2 n NaOH. In 2 h:

a) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,3 ccm dest. Wasser	**6**	cmm O_2
b) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm Extrakt (6 h auf Eis, neutral) + 0,4 ccm dest. Wasser .	**30**	„ O_2
c) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm neutral inkubierter Extrakt + 0,4 ccm dest. Wasser . .	**22**	„ O_2
d) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm alkalisch inkub. Extrakt + 0,4 $\frac{n}{10}$-HCl	**17**	„ O_2

[62.] 1,5 g Acetonhefe in 15 ccm Wasser, zentrifugiert, gewaschen, auf 7,5 ccm aufgefüllt. Extrakt bei 36° C. $4^1/_2$ h inkubiert: 2 ccm + 0,3 ccm dest. Wasser und 2 ccm + 0,3 $\frac{n}{10}$-NaOH. In 1 h 20′:

a) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,3 ccm dest. Wasser	**1**	cmm O_2
b) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm Extrakt (5 h auf Eis) + 0,3 ccm dest. Wasser	**34**	„ O_2

c) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,15 ccm neutral inkubierter Extrakt + 0,15 ccm dest. Wasser . . 21 „ O_2
d) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,15 ccm alkalisch inkubierter Extrakt + 0,15 $\frac{n}{10}$-HCl . . . . . 14 „ O_2

[63.] 1,5 g Acetonhefe in 15 ccm dest. Wasser, zentrifugiert, gewaschen, auf 7,5 ccm gebracht. Extrakt 5 h bei 36 ° C.: 4 ccm + 0,2 ccm dest. Wasser und 4 ccm + 0,2 n NaOH. In 3 h 40′:

a) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,2 ccm dest. Wasser . . . . . 2 cmm O_2
b) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm Extrakt (6 h auf Eis) + 0,3 ccm dest. Wasser . . . . 58 „ O_2
c) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm neutral inkubierter Extrakt + 0,2 ccm dest. Wasser . . 58 „ O_2
d) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,1 ccm alkalisch inkubierter Extrakt + 0,2 $\frac{n}{10}$-HCl. . . . . 20 „ O_2

3. Erregung der Atmung gewaschener Acetonhefe durch andere Hefeextrakte.

Ohne jede spezielle Hypothese über die Natur des Atmungskörpers muss man doch mutmaassen, dass er sich auch aus anders präparierter Hefe gewinnen lassen wird. Sonst läge wenigstens der Verdacht nahe, dass es sich dabei um ein Kunstprodukt handeln könnte, welches erst bei der Acetonätherbehandlung der Hefe entsteht. Gelingt es umgekehrt, seinen Nachweis auch in anderen Hefeextrakten zu führen, so ist dieser Verdacht beseitigt und damit gleichzeitig dem Atmungskörper eine allgemeinere Bedeutung für die Atmung getöteter Hefe zugewiesen. Und dies gelingt in der Tat.

a) Extrakt aus gekochter Bierhefe.

Schwemmt man lebende Bierhefe in Wasser oder Bierwürze auf und zentrifugiert, so ist dieses Hefewasser gänzlich unwirksam. Kocht man aber die Hefe in Wasser und zentrifugiert dann, so erhält man einen „Kochsaft", der imstande ist, die Atmung gewaschener Acetonhefe zu erregen. Die Atmungserregung war niemals sehr gross, aber die Zahlen sind auch mit den früheren gar nicht vergleichbar, da die Abmessungen willkürlich gewählt wurden. Eine beliebige Menge frischer Kieler Brauereihefe wurde mit Wasser zu einem dünnflüssigen Brei verrührt, kurze Zeit gekocht, zentrifugiert und dann von der überstehenden Lösung zu gewaschener Acetonhefe hinzugegeben. Im ersten der folgenden Beispiele wurde dieser Auszug direkt benutzt,

im zweiten noch auf dem Wasserbad bis auf ein Viertel des ursprünglichen Volumens eingedampft. Dann war die Wirksamkeit gestiegen.

[64.] 1,6 g Acetonhefe in 18 ccm Wasser; 13 ccm zentrifugiert, einmal mit dest. Wasser gewaschen, auf 6,5 ccm aufgefüllt. In 3 h:

a)	2 ccm der ursprünglichen Suspension	128	cmm O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	2	„ O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Bierhefeauszug (Kochsaft)	12	„ O_2

[65.] 1,8 g Acetonhefe in 20 ccm Wasser, 15 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf 7,5 ccm aufgefüllt. In 3 h 30′:

a)	2 ccm der ursprünglichen Suspension	118	cmm O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	0	„ O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Bierhefeauszug (vierfach eingedickter Kochsaft) . .	24	„ O_2
d)	1 ccm Bierhefeauszug + 1 ccm dest. Wasser. .	0	„ O_2

b) Mazerationskochsaft.

Viel bessere Resultate erhält man mit dem Lebedew'schen Mazerationssaft. Seine atmungserregende Wirkung auf gewaschene Acetonhefe ist direkt allerdings nicht zu prüfen, weil er, wie das nächste Kapitel zeigt, eine starke Sauerstoffatmung aufweist, die der Acetonhefeatmung völlig gleichzustellen ist. Wird er aber kurze Zeit auf 80—100° C. erhitzt, so ist diese Oxydation bis auf einen geringen Rest beseitigt, und dieser „Mazerationskochsaft" ist nun vorzüglich geeignet, die Atmung gewaschener Acetonhefe zu erregen. Berücksichtigt man die Ausgangsvolumina der Extrakte im Vergleich zu den Mengen Trockenhefe und rechnet diese für Acetonhefe und Lebedew'sche Hefe auf die entsprechende Menge Presshefe um, so würden beide Extrakte wohl ungefähr den gleichen Gehalt an Atmungskörper aufweisen.

Im nächsten Kapitel werden wir den umgekehrten Versuch beschreiben: An sich atmungsunfähiger Rückstand aus Mazerationssaft wird durch Acetonhefeextrakt in ähnlichem Umfang wie durch Mazerationskochsaft wieder zur Atmung gebracht. Es besteht hier also eine, für die theoretische Deutung des Vorgangs wichtige Symmetrie. Ob diese Symmetrie auch quantitativ besteht, dazu sind die gemachten Versuche zur Entscheidung nicht ausreichend, zumal die hier folgenden zu den ersten mit Mazerationskochsaft angestellten

gehören, und daher an verschiedenen Unvollkommenheiten leiden, die später überwunden wurden. Zur Darstellung des Mazerationskochsaftes ist späterhin immer so verfahren, dass der genuine Saft 40 Sekunden bis 1 Minute und für bestimmte Zwecke 4 bis 5 Minuten in kochendes Wasser gestellt, die geronnene Masse auf ein Faltenfilter gebracht und der klare ablaufende Saft benutzt wird, wobei man etwa das halbe Volumen des Ausgangssaftes erhält. Dieser Kochsaft wird dann für die Atmungsversuche gegen Phenolphthalein neutralisiert. Bei diesen ersten Versuchen dagegen wurde der Mazerationssaft zuerst neutralisiert, dann 1 : 1 verdünnt und so mehrere Minuten auf etwas tiefere Temperatur, 80 oder 95° C., erhitzt. Auf diese Weise erhält man eine Flüssigkeit mit feinem Niederschlag, die direkt ohne Filtration benutzt wurde. Hierbei setzt natürlich die Verdünnung 1 : 1 die Wirksamkeit entsprechend herab. Auch scheint ein kurzes Erhitzen auf 100° C. zweckmässiger als ein längeres auf tiefere Temperaturen zu sein.

In dem letzten der hier angeführten Beispiele wurde die Atmung ausser durch Mazerationskochsaft auch erregt durch den gekochten Auszug aus Trockenpulver des Mazerationssaftes, dessen Herstellung im Kapitel III, 2 beschrieben wird.

Beispiele:

[66.] 4 g Acetonhefe in 40 ccm Wasser, zweimal je 15 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf je 7,5 ccm aufgefüllt. 5 ccm Mazerationssaft + 0,75 n NaOH + 4,25 ccm dest. Wasser (neutral) 5′ auf 80° C. erhitzt. In 2 h:

a)	2 ccm ursprüngliche Suspension + 0,3 ccm dest. Wasser	**76**	cmm O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,3 ccm dest. Wasser	**6**	„ O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm Acetonhefeextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser	**30**	„ O_2
d)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,3 ccm verdünnter erhitzter Mazerationssaft	**27**	„ O_2
e)	1,3 ccm verdünnter erhitzter Mazerationssaft + 1,0 ccm dest. Wasser	**3**	„ O_2

[67.] 1,2 g Acetonhefe in 12 ccm Wasser. 9 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf 4,5 ccm aufgefüllt.

3 ccm Mazerationssaft + 0,45 n NaOH + 2,5 ccm dest. Wasser (neutral) 3′ auf 95° C. erhitzt. In $4^1/_2$ h:

a)	2 ccm ursprüngliche Suspension	**116**	cmm O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm dest. Wasser	**3**	„ O_2

c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm Mazerationskochsaft . . . . . **60** cmm O_2
d) 1,0 ccm Mazerationssaft + 1,0 ccm dest. Wasser **2** „ O_2

[68.] 1,8 g Acetonhefe in 18 ccm Wasser. 15 ccm zentrifugiert, gewaschen, auf 8 ccm aufgefüllt.

2 ccm Mazerationssaft + 0,3 n NaOH + 1,7 ccm dest. Wasser, 3′ auf 95° C. erhitzt. 1,2 g Trockenpulver mit 11 ccm Wasser ausgezogen, Wasserauszug neutralisiert. 1 : 1 verdünnt, 3′ 95° C. (die Konzentration entspricht der des Mazerationskochsaftes). In 1 h 40′:

a) 2 ccm ursprüngliche Suspension. . . . . **76** cmm O_2
b) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm dest. Wasser . . . . . **4** „ O_2
c) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Mazerationskochsaft . . . . . **25** „ O_2
d) 1,0 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm gekochter Pulverauszug . . . . . **17** „ O_2
e) 1 ccm Mazerationskochsaft + 1 ccm dest. Wasser **2** „ O_2
f) 1 ccm gekochter Pulverauszug + 1 ccm dest. Wasser . . . . . **3** „ O_2

Weitere Versuche siehe [119], [120].

Hiermit verlassen wir zunächst die Atmung gewaschener Acetonhefe und die Frage nach der Natur und Rolle des Atmungskörpers, die wir in der folgenden Arbeit wieder aufnehmen werden, und wenden uns dem Oxydationsvorgang im Mazerationssaft aus Trockenhefe zu.

Drittes Kapitel.

Die Atmung des Hefemazerationssaftes.

1. Der Oxydationsvorgang im unveränderten Saft.

Die Herstellung der Trockenhefe, soweit sie nicht von Schroder, München, bezogen werden konnte, sowie des Mazerationssaftes daraus, geschah genau nach der Vorschrift von Lebedew[1]). Nach zweistündiger Mazeration der Trockenhefe mit dem dreifachen Gewicht destillierten Wassers bei 33—36° lässt sich mittels Faltenfilter ein völlig klarer, braungelber Saft gewinnen, dessen Menge bei Filtration im Eisschrank während 12—16 Stunden etwas über ein Drittel des zugesetzten Wassers beträgt.

Dieser Saft, bei 29° C. im Atmungsapparat geprüft, zeigt eine starke kontinuierliche Sauerstoffzehrung. Da der Saft infolge der Herstellung der Trockenhefe glykogenfrei ist, wird die Messung nicht

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 73, a. a. O.

durch Selbstgärung gestört. Die Reaktion des genuinen Saftes beträgt etwa $p_H = 6$, sie ist durch beträchtlichen Salz- und Eiweissgehalt stark gepuffert. Oxydationsgrösse und Gärkraft waren bei dem Extrakt der selbst hergestellten Trockenhefe meist etwas kleiner und weniger gut konstant als bei der Münchener Hefe, was wohl daran lag, dass mehrere Tage alte Hefe zur Trocknung benutzt werden musste. Der Unterschied war aber nicht beträchtlich. Ähnliche Unterschiede fanden sich übrigens auch zwischen verschiedenen Münchener Lieferungen, während der Saft aus Trockenhefe derselben Herstellung unter gleichen Umständen immer denselben Sauerstoffverbrauch zeigte. Ein Nachlassen der „Oxydationskraft" der Trockenhefe innerhalb einiger Wochen habe ich — wenigstens bei der am besten wirksamen — nicht deutlich bemerkt.

In ihren wesentlichen Eigenschaften stimmt diese Sauerstoffatmung mit der der Acetonhefe überein: Durch Neutralisierung des Saftes steigt die Atmungsgrösse auf mehr als das Doppelte. Das Optimum liegt wie bei Acetonhefe am Neutralpunkt und fällt nach der alkalischen Seite

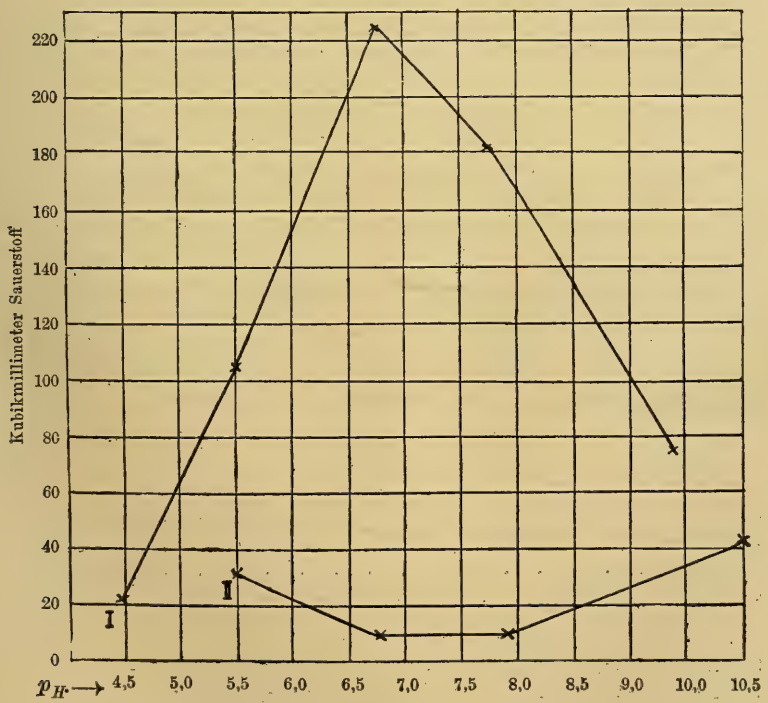


Fig. 2. *I* Mazerationsaft, *II* Kochsaft.

wieder steil ab, vgl. hierzu Fig. 2, Kurve I und die folgenden Beispiele. Bei der Neutralisierung kommt es zu einer geringen Eiweissfällung, die für den Oxydationsvorgang ohne Bedeutung ist.

Beispiele:

[69.] Münchener Hefe. 25 g + 75 ccm dest. Wasser geben 25 ccm Saft. In 3 h:

a)	1 ccm Mazerationssaft + 1 ccm dest. Wasser (p_H etwa 5,5—6)	**53**	cmm O_2
b)	1 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser (p_H etwa 7)	**159**	„ O_2
c)	1 ccm Mazerationssaft + 0,3 ccm n NaOH + 0,7 ccm dest. Wasser (p_H etwa 9)	**82**	„ O_2

[70.] Berliner Hefe. In 2 h 40′:

a)	1 ccm Saft + 0,2 ccm n HCl + 0,8 ccm dest. Wasser (p_H etwa 4,5)	**21**	cmm O_2
b)	1 ccm Saft + 1 ccm dest. Wasser (p_H etwa 6) .	**105**	„ O_2
c)	1 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser (p_H etwa 7,5)	**225**	„ O_2
d)	1 ccm Saft + 0,4 ccm n NaOH + 0,6 ccm dest. Wasser (p_H etwa 10)	**74**	„ O_2

[71.] Münchener Hefe. In 2 h:

a)	0,9 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 1,0 ccm dest. Wasser (p_H 6,5)	**79**	cmm O_2
b)	0,9 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,6 ccm dest. Wasser (p_H 7)	**91**	„ O_2
c)	0,9 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 0,8 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,2 ccm dest. Wasser (p_H 8,2)	**82**	„ O_2

Durch Erhitzen des Saftes auf 55—100° C. wird die Atmung in steigendem Maasse aufgehoben. Die restierende Oxydation des Kochsafts wird im folgenden noch näher untersucht. Sie stimmt in wesentlichen Punkten mit der des wässerigen Acetonhefeextrakts überein.

Beispiele:

[72.] Münchener Hefe. In 3 h:

a)	2 ccm Saft, neutralisiert, 1 : 1 verdünnt . . .	**159**	cmm O_2
b)	2 ccm Saft, neutralisiert, 1 : 1 verdünnt, 15′ 55° C. erhitzt	**33**	„ O_2
c)	2 ccm Saft, neutralisiert, 1 : 1 verdünnt, gekocht	**13**	„ O_2

[73.] Berliner Hefe. In 2 h 40′:

a)	1 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser	**225**	cmm O_2
b)	1 ccm filtrierter Kochsaft (40 Sec. 100°) + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser.	**12**	„ O_2

Die Atmung wird durch Blausäure fast gar nicht beeinflusst, dagegen durch Narkotika ähnlich gehemmt wie die Atmung der Acetonhefe.

[74.]	In 1 h	5 h		% Hemmung
2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert	48	220	cmm O_2	
2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert + 6 % Äthylurethan	14	62	„ O_2	70
2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert + gesättigt Phenylurethan . . .	41	174	„ O_2	15—20

[75.] In 2 h:			% Hemmung
Kontrolle: 2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert	187	cmm O_2	
2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert + + 0,5 % iso-Butylurethan.	147	„ O_2	21
2 ccm Saft 1 : 1 verdünnt neutralisiert + 1,0 % iso-Butylurethan.	118	„ O_2	37

[75 a.]			% Hemmung
Kontrolle: 2 ccm Saft (1 : 1) in 2 h 40′:	76	cmm O_2	
2 ccm Saft (1 : 1) mit gesättigt Benzaldehyd	28	„ O_2	65

Durch Zusatz von Methylenblau in Konzentration von etwa 0,05 % wird die Oxydationsgeschwindigkeit anfangs um das Mehrfache gesteigert; und zwar ist auch hier die prozentuale Steigerung nach der sauren Seite zunehmend grösser. Die Reduktion frischen Saftes ist in der Regel stärker als die gleich stark atmender Acetonhefe von gleicher Reaktion und auch die Atmungssteigerung ganz am Anfang entsprechend höher. Aber diese lässt schon in der ersten Stunde erheblich nach, mehr noch in den folgenden, so dass sie schliesslich ganz aufhört, ja sogar einer Hemmung Platz machen kann (vgl. Fig. 3). Sehr auffällig ist hierbei das Verhalten der Färbung. 0,02 % Methylenblau wird durch 1 ccm (neutralisierten) Saft zu Anfang auch bei stärkstem Schütteln an der Luft völlig entfärbt, im weiteren Verlauf des Versuches nimmt aber die Blaufärbung immer mehr zu, schon ehe die Methylenblausteigerung der Atmung aufgehört hat. Sicherlich ist zu Anfang die Geschwindigkeit der Wiederverküpung des Farbstoffs in luftgesättigter Lösung geringer als die der Reduktion. Hierauf weist auch der Umstand hin, dass bei Erhöhung der Sauerstoffkonzentration, also in sauerstoffgesättigter Lösung, keine völlige Entfärbung stattfindet.

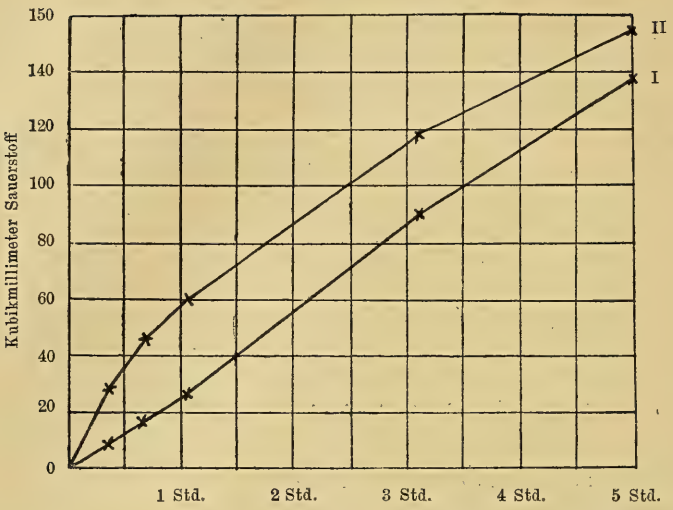


Fig. 3. Oxydationsgeschwindigkeit: *I* ohne Methylenblau, *II* mit Methylenblau.

[76.] Beispiel. (Ein anderes Beispiel gibt Fig. 3).

a) 0,85 ccm genuiner Saft + 1,15 ccm Wasser (sauer).
b) 0,85 ccm genuiner Saft + 1,15 ccm Wasser (sauer) + 0,075 % Methylenblau.
c) 0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1 ccm Wasser (neutral).
d) 0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1 ccm Wasser (neutral) + 0,075 % Methylenblau.

Zeit	a) Saurer Saft	b) Saurer Saft + Methylenblau	c) Neutral. Saft	d) Neutral. Saft + Methylenblau	Pro ½ Stunde	
					Prozent. Steigerung b)	Prozent. Steigerung d)
30′	8	39	27,5	61	400	120
1h	16	69	55	113	280	90
1h 30′	24	93	79	163	200	100
2h	31	108	102	207	100	90

Die Oxydationsgeschwindigkeit ist in reinem Sauerstoff 30—40 % grösser als in Luft. In Gegenwart von Methylenblau sieht man diese Steigerung nur zu Anfang; späterhin fällt die Methylenblauatmung in Sauerstoff noch rascher ab als in Luft.

Beispiele.

		In 1 h	2 h	
	[77.] Vgl. vorigen Versuch.			
a)	0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1,0 ccm dest. Wasser	55	102	cmm O_2
b)	0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1,0 ccm dest. Wasser + 0,075 % Methylenblau . . .	113	207	„
c)	wie a) 30′ Sauerstoff durchgeleitet	76	136	„
d)	wie b) 30′ Sauerstoff durchgeleitet	129	184	„

[78.] In 2 h 30′:			
2 ccm Saft neutr., 1 : 1 verdünnt.	84	cmm	O_2
2 ccm Saft neutr., 1 : 1 verdünnt, 30′ O_2 durchgeleitet	113	„	O_2

Ausser dem starken Nachlassen der Methylenblauatmung mit der Zeit und dem sehr viel geringeren der Atmung selbst besteht eine wesentliche Abweichung des Oxydationsvorgangs im Saft gegenüber Acetonhefe nur darin, dass die Atmungsgrösse mit zunehmender Verdünnung nicht geringer wird. Umgekehrt ist sogar die Atmung bei Verdünnung 1 : 1 deutlich etwas grösser geworden.

Die Atmung des Mazerationssaftes lässt sich im Eisschrank einige Tage konservieren, allerdings wird sie von Tag zu Tag geringer; der Abfall war bei Berliner Hefe viel grösser als bei Münchener. Bezüglich der absoluten Atmungsgrösse interessiert vor allem, wie sie sich verhält erstens gegenüber der einer entsprechenden Menge Trockenhefe und zweitens gegenüber der von lebender Hefe, die zur Darstellung der Trockenhefe gedient hat.

1. Die Annahme, die Trockenhefe könnte eine ähnliche Rolle spielen wie die gewaschene Acetonhefe, erweist sich als unrichtig; die extrahierte und gut gewaschene Trockenhefe atmet weder für sich allein noch nach Zugabe des Extrakts. Vielmehr findet die ganze Atmung lediglich im Mazerationssaft selbst statt und wird auch durch Zusatz der ihm entsprechenden Menge Trockenhefe nicht verändert. Damit bestätigt sich, was schon aus den bisherigen Angaben zu entnehmen ist, dass die Atmung des Saftes der von ungewaschener Acetonhefe gleichzusetzen ist und beide Komponenten enthält: die thermolabile Substanz der extrahierten Acetonhefe („Enzym“) und den Atmungskörper.

Man kann sich fragen, was den Unterschied verursacht, dass aus der Acetonhefe durch Extraktion mit Wasser nur der Atmungskörper ausgewaschen, das „Atmungsenzym“ aber nicht gelöst wird,

während aus Lebedew'scher Trockenhefe beide Komponenten extrahierbar sind, obgleich sie doch mit denen der Acetonhefe fraglos identisch sind. Es ist darauf hinzuweisen, dass sich ein völliger Parallelismus dazu bei der Gärung findet: Aus der Acetonhefe lässt sich mit Wasser nur das Koferment ausziehen, die Zymase bleibt zurück; aus der Trockenhefe werden aber beide durch Wasser extrahiert. Buchner hat nun kürzlich hierfür die ansprechende Hypothese aufgestellt, dass bei dem Trocknen der Hefe nach Lebedew die Protoplasmaeiweissstoffe reversibel koaguliert werden, während sie durch die entquellende Wirkung des Acetons bei der Aceton-Ätherbehandlung irreversibel gefällt werden[1]). Ebenso spricht aber auch vieles für die Eiweissnatur unseres Atmungsenzyms wie für die des Zymasekomplexes.

[79.] 20 g Trockenhefe + 60 ccm dest. Wasser geben in 15^h 20 ccm Saft. Die abfiltrierte Hefemasse zweimal mit 180 ccm Wasser gewaschen und so verdünnt, dass 1 ccm 0,12 g Trockenhefe entsprechen. In 1^h 20:

a)	0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1,0 ccm dest. Wasser	44 cmm O_2
b)	0,85 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 1 ccm (0,12 g) Hefesuspension	49 „ O_2
c)	1 ccm dest. Wasser + 1 ccm (0,12 g) Hefesuspension	2 „ O_2

[80.] 25 ccm Trockenhefe + 75 ccm dest. Wasser gibt 26 ccm Saft. Die abfiltrierte Hefemasse wird nicht gewaschen, aber so verdünnt, dass 2 ccm 0,5 ccm neutralisiertem Saft entsprechen. In 4^h:

	0,5 ccm neutralisierter Saft + 1,5 ccm dest. Wasser + Phenylurethan gesättigt	73 cmm O_2
	2,0 ccm Hefesuspension + Phenylurethan gesättigt .	73 „ O_2

Verfährt man wie in dem zweiten Beispiel, aber ohne mit Phenylurethan zu sättigen, so ist die Atmungsgrösse für Hefe und Saft zwar auch in den ersten Stunden gleich, dann aber steigt die Hefeatmung an, offenbar weil sich einzelne lebende Zellen dazwischen befinden.

---

1) Bericht eines Vortrages von E. Buchner und S. Skraup vom 10. Mai 1917 in der Physikal.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. „Naturwissenschaften" vom 29. Juni 1917 Bd. 5. Man könnte noch bestimmter sagen, dass durch die Aceton-Ätherbehandlung die Zelloberfläche zwar ihre diosmotischen Eigenschaften gegenüber Salzen verliert, aber infolge irreversibler Schrumpfung gegenüber den höheren Zellkolloiden noch impermeabel bleibt. Dafür spricht, dass nach Zerreiben der Acetonhefe sich auch die Zymase aus ihr extrahieren lässt. Anmerkung bei der Korrektur: Wie die eben erschienene ausführliche Veröffentlichung zeigt, entspricht das auch der Ansicht von Buchner und Skraup. Biochem. Zeitschr. Bd. 82 S. 107. 1917.

2. Zum Vergleich der Atmungsgrösse des Extrakts mit der lebenden Ausgangshefe diene folgendes Beispiel:

[81.] Aus 1000 g Reinzucht-Unterhefe der Berliner Hochschulbrauerei werden 200 g Trockenhefe erhalten. 1 ccm Saft entspricht 0,3 g Trockenhefe. 0,125 g lebende Hefe in 2 ccm 1 % NaCl-Lösung verbrauchen in 70′ 73 cmm Sauerstoff, also 1 g in 1^h 500 cmm. 1 ccm Saft + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser verbraucht in 1^h 53 cmm Sauerstoff. Also gibt Saft entsprechend 0,2 g Trockenhefe = 1 g lebende Hefe 35 cmm Sauerstoff in 1^h oder 7 %. Unter Benutzung anderer Messungen ergibt sich für dieses Verhältnis 6—8 %.

2. Fällung des Atmungssystems durch Alkohol.

Gibt man zum Mazerationssaft ein solches Quantum Alkohol, dass eine mindestens 85 %ige alkoholische Lösung entsteht, so erhält man einen sehr starken gelblichweissen Niederschlag. Derselbe wird abgenutscht, mit absolutem Alkohol und dann mit Äther gewaschen und im Vakuum über P_2O_5 zu einem bröckligen Pulver getrocknet. Bei richtigem Arbeiten erhält man in diesem Trockenpulver die ganze Atmung des Mazerationssaftes ohne Verlust wieder, wenn man es in einer entsprechenden Menge Wasser aufschwemmt und neutralisiert. Diese Versuche sind nicht ganz in Parallele zu setzen mit der Alkoholfällung des Acetonhefeextrakts, denn hier handelt es sich um die Ausfällung des ganzen Atmungssystems und nicht nur des Atmungskörpers. In dem Pulver lässt sich die Atmung gut konservieren, jedenfalls viel besser als in dem im Eisschrank aufbewahrten Saft. Genauere Versuche über die Haltbarkeit habe ich nicht angestellt.

Wenn man das Pulver entsprechend der Menge des Ausgangssaftes in Wasser aufschwemmt und neutralisiert, so löst sich auch nach gründlichem, erst trockenem, dann feuchtem Zerreiben in der Reibschale nur ein Teil wieder, ein erheblicher Teil bleibt als ungelöster Niederschlag zurück. Filtriert oder zentifugiert man diese Aufschwemmung, so erhält man die ganze Atmung in der wässerigen Lösung. Der Niederschlag atmet weder für sich, noch verstärkt er merklich die Atmung des Wasserauszuges. Das ganze Atmungssystem ist also wieder in Wasser löslich. Die Atmung des Wasserauszuges ist zwar öfters etwas geringer als die der ganzen Suspension, wird aber auch dann nicht oder nur ganz unwesentlich durch Zugabe des gewaschenen Niederschlags verstärkt. Offenbar löst sich das Atmungssystem erst nach einer gewissen Zeit vollständig in Wasser.

Die Atmung dieses Wasserauszuges bzw. der ganzen Suspension verhält sich völlig analog der Atmung des Mazerationssaftes. Dies wurde hinsichtlich aller dort festgestellter Regelmässigkeiten und einiger weiterer geprüft: Die Atmung ist optimal am Neutralpunkt, fällt nach beiden Seiten steil ab; sie wird durch Kochen vernichtet, durch Blausäure nicht, wohl aber durch Narkotika in dem gleichen Maasse wie dort gehemmt, durch Methylenblau und in reinem Sauerstoff gesteigert. Weitere Übereinstimmungen ergeben sich in noch zu besprechenden Experimenten. Als einziger Unterschied sei erwähnt, dass die Reduktion des Methylenblaus nie so stark ist wie im Saft und dass bei genauem Vergleich auch die Methylenblausteigerung der Atmung sich geringer zeigt.

Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, seien die betreffenden Ergebnisse im Zusammenhang der Versuchsserien, in denen sie gewonnen sind, mitgeteilt.

[82.] Vergleich: Mazerationssaft, Suspension des Pulvers, Filtrat der Suspension, gewaschener Niederschlag, Rückstand der Alkoholfällung.

10 ccm Mazerationssaft + 100 ccm 96 % Alkohol. Niederschlag abgesaugt, mit absolutem Alkohol, Äther gewaschen, getrocknet = 1,24 g. Die alkoholische Lösung (130 ccm) bei 35° im Vakuum eingeengt auf 6,5 ccm; neutralisiert mit 0,7 ccm n NaOH (Alkohol abgedunstet). 1,0 g Pulver in 7,0 ccm dest. Wasser zerrieben, mit 0,7 ccm n NaOH neutralisiert. Davon 4,5 ccm filtriert. Niederschlag zweimal auf Filter gewaschen, dann in 3 ccm dest. Wasser aufgeschwemmt. In $3^h\ 30'$:

a)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser	**170**	cmm O_2
b)	2,0 ccm neutralisierte Einengung des alkoholischen Filtrats (= 2,8 ccm Saft)	**20**	„ O_2
c)	1,15 ccm neutralisierte Pulversuspension (= 1 ccm Saft) + 0,85 ccm dest. Wasser	**167**	„ O_2
d)	1,15 ccm neutralisiertes Pulverfiltrat (= 1,05 ccm Saft) + 0,85 ccm dest. Wasser	**140**	„ O_2
e)	1,0 ccm Suspension des gewaschenen Niederschlags + 1,0 ccm dest. Wasser	**0**	„ O_2
f)	1,15 ccm neutralisiertes Pulverfiltrat + 1 ccm Suspension gewaschenen Niederschlags	**154**	„ O_2

[83.] Mazerationssaft, Pulversuspension, Wasserauszug, gewaschener Niederschlag, Wasserauszug + gewaschener Niederschlag, Methylenblausteigerung.

16 ccm Mazerationssaft + 150 ccm 96 % Alkohol; Alkohol, Äther gewaschen, getrocknet: 1,8 g Pulver. 1,8 g in 14,0 ccm dest. Wasser + 1,6 ccm n NaOH suspendiert. 10 ccm der Suspension zentrifugiert,

Niederschlag zweimal in Zentrifuge gewaschen. Niederschlag auf 8,5 ccm gebracht. In 1 h 20′:

				% Steigerung mit Methylenblau
a)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser	72	cmm O_2	
b)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser mit 0,05 % Methylenblau	135	„ O_2	90
c)	1,1 ccm Pulversuspension (= 1,1 ccm Saft) + 0,9 ccm dest. Wasser . .	96	„ O_2	
d)	1,1 ccm Pulversuspension (= 1,1 ccm Saft) + 0,9 ccm dest. Wasser mit 0,05 % Methylenblau	139	„ O_2	45
e)	1,1 ccm Wasserauszug (= 1,1 ccm Saft) + 0,9 ccm dest. Wasser . .	87	„ O_2	
f)	1,1 ccm Wasserauszug (= 1,1 ccm Saft) + 0,9 ccm dest. Wasser mit 0,05 % Methylenblau	129	„ O_2	48
g)	0,9 ccm Niederschlag (= 1 ccm Saft) + 1,1 ccm dest. Wasser	0	„ O_2	
h)	0,9 ccm gewaschener Niederschlag + 1,1 ccm Wasserauszug . . .	75	„ O_2	

[84.] Vergleich: 3 Tage alter im Eisschrank aufbewahrter Mazerationssaft, 3 Tage altes Pulver: Suspension, Wasserextrakt, Methylenblausteigerung.

28 ccm Saft in 300 ccm 96 %igem Alkohol; Alkohol, Äther gewaschen; getrocknet: 2,8 g. 1,2 g in 10 ccm dest. Wasser + 1,0 ccm n NaOH suspendiert. Davon 8,5 ccm zentrifugiert.

		In 40′	In 3 h 40′		Prozent. Methylenblausteig. in 3 h 40′
a)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser	18	106	cmm O_2	
b)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser + 0,12 % Methylenblau . . .	50	180	„ O_2	75
c)	1,0 Suspension + 1,0 dest. Wasser (= 1 ccm Saft)	28	143	„ O_2	
d)	1,0 Wasserextrakt + 1,0 dest. Wasser (= 1,05 ccm Saft)	31	159	„ O_2	
e)	1,0 Wasserextrakt + 0,12 % Methylenblau	56	198	„ O_2	25

[85.] Vergleich: Mazerationssaft, Pulversuspension, Wasserauszug; alkalischer Wasserauszug.

24 ccm Saft + 240 ccm Alkohol 96 %; Alkohol. Äther. Ausbeute 3,0 g. 1,2 g + 10,5 dest. Wasser + 0,85 ccm n NaOH.

	In 1 h	In 4 h 30′
a) 1,0 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser	39 cmm O_2	166
b) 1,1 ccm Suspension + 0,95 dest. Wasser (= 1,0 ccm Saft)	39 „ O_2	159
c) 1,1 ccm Wasserextrakt + 0,95 ccm dest. Wasser (= 1,05 ccm Saft)	38 „ O_2	134
d) 1,1 ccm Wasserextrakt + 0,15 ccm n NaOH + 0,75 ccm dest. Wasser (alkalisch)	8 „ O_2	21

[86.] Wasserauszug so, gekocht, Hemmung mit iso-Butylurethan, Methylenblausteigerung.

0,85 g Pulver + 9,0 ccm dest. Wasser + 0,65 n NaOH zentrifugiert.

	In 2 h 40′	Differenz
a) 1,6 ccm Wasserauszug + 0,4 ccm dest. Wasser	168 cmm O_2	
b) 1,6 ccm Wasserauszug, gekocht	0 „ O_2	
c) 1,6 ccm Wasserauszug + 0,4 ccm dest. Wasser mit 1 % iso-Butylurethan	112 „ O_2	−33 %
d) 1,6 ccm Wasserauszug mit 0,1 % Methylenblau	254 „ O_2	+50 %

[87.] Suspension des Pulvers und Wasserauszug. Hemmung mit Äthylurethan.

1,5 g Pulver + 13,0 ccm dest. Wasser + 1,5 ccm NaOH. Davon 12 ccm zentrifugiert.

	In 70′	Hemmung
a) 1,0 ccm Suspension + 1,0 ccm dest. Wasser	64 cmm O_2	
b) 1,0 ccm Wasserextrakt (= 1,05 ccm Susp.) + 1,0 ccm dest. Wasser	65 „ O_2	
c) 1,0 ccm Wasserextrakt mit 7 % Äthylurethan	13 „ O_2	80 %

[88.] Wasserextrakt des Pulvers, Methylenblausteigerung, reiner Sauerstoff.

	In 1 h
a) 1,0 ccm Wasserauszug + 1,0 ccm dest. Wasser	42 cmm O_2
b) 1,0 ccm Wasserauszug + 0,075 % Methylenblau	63 „ O_2
In reinem Sauerstoff:	
c) 1,0 ccm Wasserauszug + 1,0 ccm dest. Wasser	49 „ O_2
d) 1,0 ccm Wasserauszug + 0,075 % Methylenblau	58 „ O_2

Die bisher beschriebenen Versuche wurden so ausgeführt, dass das in Wasser aufgeschwemmte Pulver erst neutralisiert und dann zentrifugiert wurde, wobei man einen opaleszierenden Extrakt erhält. In anderen Fällen wurde das in Wasser verrührte Pulver erst zentrifugiert, — dann bekommt man einen klaren Extrakt, der erst jetzt neutralisiert wird. Wird in beiden Fällen genau gleich neutralisiert, so atmen die beiden Wasserauszüge genau gleich stark. In anderen noch näher zu besprechenden Punkten unterscheidet sich jedoch der Extrakt aus „saurem“ Pulver von dem aus neutralem, in dem dieser letztere viel labiler gegenüber erneuter Alkoholfällung und Ultrafiltration ist.

[89.] Beispiel: Vergleich von saurer Pulversuspension, saurem Wasserauszug, vor und nach Neutralisation, neutraler Suspension, neutralem Wasserauszug.

2,2 g Pulver + 21 ccm Wasser verrieben; I: 10 ccm + 0,8 ccm n NaOH, davon 9,5 ccm zentrifugiert; II: 11 ccm, davon 9,5 ccm zentrifugiert.

	In 3 h
a) I: 1,1 ccm neutrale Suspension + 0,9 ccm dest. Wasser ($p_H = 7{,}5$)	**116** cmm O_2
b) 1,1 ccm neutraler Wasserextrakt + 0,9 ccm dest. Wasser ($p_H = 7{,}5$)	**122** „ O_2
c) II: 1,0 ccm saure Suspension + 1,0 ccm dest. Wasser ($p_H = 6{,}0$)	**64** „ O_2
d) 1,0 ccm saurer Wasserauszug + 1,0 ccm dest. Wasser ($p_H = 6{,}0$)	**67** „ O_2
e) 1,0 ccm saurer Wasserauszug + 0,9 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH ($p_H = 7{,}5$)	**118** „ O_2

Die Atmungsgrösse ist also in jedem Fall halb so gross bei $p_H = 6{,}0$ wie bei $p_H = 7{,}5$, und in letzterem Fall gleich, unabhängig von der Vorgeschichte.

Bekanntlich lässt sich auch die Zymase durch Alkohol aus Presssaft ausfällen, doch geht sie bei der Aufschwemmung in Wasser nicht vollständig wieder in Lösung. Das von mir hergestellte, oft von 1—2 Tage altem Saft stammende Pulver war nicht mehr gärwirksam.

Im Anschluss an Buchner's Zymasefällung wurde wiederholt versucht, das Atmungspulver durch mehrfache Fällung mit Alkohol weiter zu reinigen. Das Pulver wurde in Wasser aufgeschwemmt, zentrifugiert, der Wasserauszug mit Alkohol gefällt, der Niederschlag mit Alkohol und Äther gewaschen und im Vakuum getrocknet. Diese Versuche führten nur dann überhaupt zu einem positiven Ergebnis, wenn das Pulver sauer extrahiert und der nicht neutralisierte Extrakt gefällt wurde. Aber auch in diesem Fall war stets eine bedeutende Abschwächung der Wirksamkeit eingetreten, mindestens auf die Hälfte, so dass die Atmungsstärke pro Gewichtseinheit des Pulvers nicht zunahm, sondern bestenfalls gleichblieb. Doch würde sich dies wohl durch Modifikationen der Herstellung verbessern lassen.

[90.] Beispiel: 2,55 g Pulver + 21,5 ccm Wasser zentrifugiert. 3,5 ccm des Wasserauszuges + 40 ccm 96%igen Alkohol, Alkohol und Äther gewaschen, getrocknet: Ausbeute 0,21 g, auf 3,2 ccm gebracht und neutralisiert.

In 1 h verbraucht

a) 1,0 ccm Wasserauszug (= 0,11 g Pulver) + 0,8 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,2 ccm dest. Wasser . **35** cmm O_2

b) 2,0 ccm Aufschwemmung des gereinigten Pulvers (= 0,13 g = 2,2 ccm Wasserauszug) . . . **40** „ O_2

Absolute Abschwächung 50 %, Wirkungsstärke von 0,1 g Pulver ungefähr gleich.

Bildung von Atmungskohlensäure im Wasserauszug.

Obwohl die Atmungsmessungen mit Mazerationssaft nie durch Selbstgärung gestört werden, so lässt sich diese bei dem stark gärwirksamen Saft doch nicht so vollkommen ausschliessen, dass es gestattet wäre, geringe Kohlensäuremengen als Atmungskohlensäure anzusprechen. Anders liegt dies aber beim Wasserauszug aus Trockenpulver. Denn dieser gab auch in Gegenwart von Zucker immer weniger Kohlensäure ab, als er Sauerstoff aufnahm, gärte also sicher nicht mehr. Es zeigt sich nun hier, dass (in Abwesenheit von Zucker) Kohlensäure gebildet wird, gleich ein Viertel bis ein halb des verbrauchten Sauerstoffs. Diese darf man wohl auf den Atmungsvorgang zurückführen. Der respiratorische Quotient liegt aber unterhalb der physiologischen Grenzen. Die Kohlensäure wurde wie in der vorigen Arbeit (nach Warburg) bestimmt.

Beispiele: **[91.]** 1,8 g Pulver + 14,0 ccm dest. Wasser + 1,6 ccm n NaOH, davon 10 ccm zentrifugiert. 1,1 ccm Wasserauszug verbraucht in 80 Min. **87** cmm O_2, gibt **38** cmm CO_2. **Resp. Quotient = 0,44.**

[92.] 1,55 g + 13,0 ccm dest. Wasser + 1,5 ccm n NaOH, davon 13,0 ccm zentrifugiert. 1,0 ccm + 1,0 ccm dest. Wasser verbrauchen in 70 Min. **65** cmm O_2, geben **18** cmm CO_2. **Resp. Quotient = 0,28.**

[93.] 0,65 g + 6,5 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm n NaOH, Suspension direkt benutzt. 1,65 ccm + 0,4 ccm dest. Wasser verbrauchen in 80 Min. **75** cmm O_2, geben **45** cmm CO_2. **Resp. Quotient = 0,6.**

3. Ultrafiltration des Mazerationssaftes und des Auszuges aus Trockenpulver.

a) Trennung von Atmungskörper und „Enzym" im Mazerationssaft.

Nach einigen fehlgeschlagenen Versuchen gelang die Trennung der beiden Komponenten des Atmungssystems hier ebenso befriedigend wie in der Acetonhefe. Die Trennungsmethode besteht

in der Ultrafiltration: Das Atmungsenzym bleibt zurück, während der Atmungskörper das Ultrafilter sehr allmählich passiert. Die Erfahrungen von Kap. II, 1 können uns hier zum Leitfaden dienen. Bei mehrfach gebrauchten Ultrafiltern geht schon beim blossen Absaugen der grössere Teil des Atmungskörpers hindurch, durch weiteres Waschen mit Wasser verarmt der Ultrafiltrationsrückstand mehr und mehr an ihm. Da aber, wie sich dort zeigte, der Atmungskörper nicht glatt dialysabel ist — er lässt sich ja auch bei älteren Filtern noch etwas über ihnen anreichern —, muss diese Waschung sehr gründlich geschehen, um den Rückstand des Mazerationssaftes von den letzten Resten des Atmungskörpers zu befreien. Erst bei Waschung mit der etwa 800fachen Wassermenge — unter Umrechnung auf die jeweils eingedickte Flüssigkeitsmenge — das heisst bei einer entsprechenden Dialysatverdünnung des Rückstandes von 1:800 zeigt dieser, wenn er aus stark wirksamem Saft gewonnen ist, für sich gar keine Oxydation mehr; diese Waschung braucht natürlich nicht in einmaligem Zusatz der 800fachen Menge Wasser zum Saft zu bestehen; dieser wurde vielmehr zunächst auf dem Ultrafilter stark eingedickt, dann nach Messung des Volumens des eingedickten Rückstandes etwa die fünffache Menge Wasser hinzugefügt, wieder eingedickt und so noch drei- bis viermal mit der fünf- bis zehnfachen Menge Wasser gewaschen. Der Grad der Dialysatverdünnung des Rückstandes wird bei den Versuchen jeweils angegeben. Bei bloss zehn- bis zwanzigfacher Dialysatverdünnung sinkt die Atmung des Rückstandes gegenüber der Menge Saft, aus der er stammt, nur auf etwa die Hälfte, bei 100—200facher Verdünnung auf den fünften bis zehnten Teil. Die Versuche wurden zum grossen Teil mit demselben sehr dicken Ultrafilter gemacht, es ergaben sich aber im einzelnen ziemliche Unterschiede bei den Trockenhefen verschiedener Herstellung. Bei einem Schroder-schen Präparat, dessen Atmung auch sonst geringer und unbeständiger war, sank die Atmung des Rückstandes durch Waschen etwa 5mal so schnell ab, so dass sie bei 200facher Dialysatverdünnung erlosch. Auf diese Differenzen werde ich in der nächsten Arbeit noch zu sprechen kommen. Übrigens dauert es bei dem zähflüssigen Saft recht lange, um eine derartige gründliche Waschung durchzuführen. Die 800fache Waschung von 10 ccm Mazerationssaft erfordert 4—6 Stunden. Um Fehler durch Bakterien zu vermeiden, wurde in allen Atmungsversuchen mit Ultrafiltration Phenylurethan im Überschuss hinzugefügt.

Gibt man jetzt das bei der ersten Eindickung des Mazerationssaftes gewonnene Ultrafiltrat zu dem nicht mehr atmenden Ultrafiltrationsrückstand hinzu und neutralisiert, so kehrt die Atmung zurück. Da aber ja der Atmungskörper nicht glatt dialysabel und deshalb im Ultrafiltrat in geringerer Konzentration vorhanden ist als im Ausgangssaft, so versteht man, dass, auch abgesehen von einer geringen Schädigung des „Enzyms" durch die starke Waschung, die Atmung bei stark gewaschenem Rückstand nicht mehr auf die alte Höhe kommt, sondern nur auf etwa zwei Drittel derselben. Eine völlige Restitution der Ausgangsatmung erreicht man aber durch Zugabe von Mazerationskochsaft zum Rückstand. Dieser wurde durch 40 Sek. bis 1 Min. langes Erhitzen des Saftes im kochenden Wasserbad und nachträgliche Filtration hergestellt.

Durch blosse Eindickung des Saftes ohne oder mit ganz geringer Waschung lässt sich andererseits die Atmung konzentrieren. Engt man den Saft durch Ultrafiltration auf die Hälfte ein, so atmet er zwar nicht doppelt so stark, aber immerhin 30—40 % mehr.

Bei allen Versuchen dieses Abschnittes wurde der nicht neutralisierte Saft ultrafiltriert. Vor der Atmungsmessung wurden aber, soweit nichts anderes angegeben, Rückstand, Ultrafiltrat, Kochsaft ebenso wie der Ausgangssaft mit NaOH genau neutralisiert, was an Vorproben für alle Gemische ermittelt wurde. Nur dann bekommt man vergleichbare Resultate.

Zum Belege des Gesagten mögen folgende Beispiele dienen:

A. Stark gewaschener Rückstand.

[94.] Münchener Hefe. 12 ccm Macerationssaft in gut 4 h mit 930facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand in 3facher Konzentration gegenüber dem Ausgangssaft benutzt.

a) 1 ccm Mazerationssaft + 1,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH in 1 h 30′ **72** cmm O_2

b) 0,36 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser in 5 h **0** „ O_2

[95.] Münchener Hefe. 12 ccm Saft in $5\frac{1}{2}$ h mit 840facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand 3fach konzentriert.

a) 1 ccm Saft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH in 2 h . . . . **54** cmm O_2

b) 0,35 ccm Rückstand + 1,7 ccm Wasser in 2 h . . **0** „ O_2

c) 0,35 ccm Rückstand + 1,1 ccm Kochsaft (neutralisiert) + 0,5 ccm dest. Wasser in 2 h . . . . . **52** „ O_2

d) 1,1 ccm Kochsaft (neutralisiert) + 0,9 ccm dest. Wasser in 2 h . . . . . **9** „ O_2

[96.] Berliner Hefe. 10 ccm Saft in $4^1/_2{}^h$ mit 340facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand 2,5fach konzentriert. In $1^h\,40'$:

a) 1 ccm Saft + 0,13 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser . . . . . **76** cmm O_2
b) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . . **5** „ O_2
c) 0,4 „ Rückstand + 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,3 ccm dest. Wasser . . . . . **46** „ O_2
d) 0,4 ccm Rückstand + 1,0 ccm Kochsaft + 0,1 n NaOH + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **62** „ O_2
e) 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,7 ccm dest. Wasser . . . . . **9** „ O_2
f) 1,0 ccm Kochsaft + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser . . . . . **4** „ O_2

[97.] Berliner Hefe. 11 ccm in $5^1/_2{}^h$ mit 450facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand 3fach konzentriert. Lösungen nicht neutralisiert. In $1^h\,30'$:

a) 1,2 ccm Saft + 0,8 ccm dest. Wasser . . . . . **54** cmm O_2
b) 0,4 „ Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **19** „ O_2
c) 0,4 „ Rückstand + 1,2 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **51** „ O_2
d) 1,2 ccm Ultrafiltrat + 0,8 ccm dest. Wasser . . **4** „ O_2

B. Schwächer gewaschener Rückstand.

[98.] Münchener Hefe mit unbeständiger Atmung. 10 ccm in 3^h mit 60facher Menge Wasser gewaschen. 3fach konzentrierter Rückstand. In 5^h:

a) 1 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser **177** cmm O_2
b) 0,35 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **31** „ O_2
c) 0,35 „ Rückstand + 1,0 ccm Kochsaft + 0,12 ccm n NaOH + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **184** „ O_2
d) 0,35 ccm Rückstand + 1,2 ccm (neutralisierter) Acetonhefeextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **145** „ O_2

[99.] Berliner Hefe. 30 ccm in 4^h mit 140facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand **3,3**fach konzentriert. In $1^h\,40'$:

a) 1 ccm Saft + 1 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH **51**, umgerechnet **61** cmm O_2
b) 0,4 ccm Rückstand (= 1,2 ccm Saft) + 1,6 ccm dest. Wasser . . . . . **34** „ O_2
c) 0,4 ccm Rückstand (= 1,2 ccm Saft) + 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,3 ccm dest. Wasser **61** „ O_2
d) 0,4 ccm Rückstand (= 1,2 ccm Saft) + 1,6 ccm (neutralisierter) Acetonhefeextrakt . . . . . **79** „ O_2
e) 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,7 ccm dest. Wasser . . . . . **0** „ O_2
f) 1,6 ccm Acetonhefeextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser **0** „ O_2

[100.] Münchener Hefe. 15 ccm auf 5 ccm eingedickt. Davon 3,6 ccm in 5 h mit 120facher Menge Wasser gewaschen. Eingedickter und gewaschener Rückstand 3fach konzentriert. In 2 h 40′:

a) 1,0 ccm Saft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **90** cmm O_2

b) 1,0 ccm eingedickter Rückstand (= 3 ccm Saft) + 0,13 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser . . **128** „ O_2

c) 1,0 ccm gewaschener Rückstand (= 3 ccm Saft) + 0,2 „ $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,8 ccm dest. Wasser . . . **57** „ O_2

d) 1,0 „ gewaschener Rückstand (= 3 ccm Saft) + 1,0 „ (neutral.) Ultrafiltrat. . . . . **113** „ O_2

e) 1,0 „ Ultrafiltrat (neutral.). . . . . **9** „ O_2

C. Sehr schwach gewaschener Rückstand.

[101.] Berliner Hefe. 9 ccm in $4^1/_2$ h mit 15facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand 2fach konzentriert. In 2 h:

a) 1,0 ccm Saft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **88** cmm O_2

b) 0,5 „ Rückstand + 0,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 1,2 ccm dest. Wasser . . . . . **55** „ O_2

c) 0,5 ccm Rückstand + 0,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 1,2 ccm neutral. Ultrafiltrat . . . . . **81** „ O_2

d) 1,2 ccm neutral. Ultrafiltrat + 0,8 ccm dest. Wasser **7** „ O_2

[102.] Berliner Hefe. 9,2 ccm in $1^3/_4$ h mit 9facher Menge Wasser gewaschen. Rückstand 3fach konzentriert. In 5 h:

a) 1 ccm Saft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **175** cmm O_2

b) 0,37 ccm Rückstand (= 1,1 ccm Saft) + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 1,3 ccm dest. Wasser . . . . . **102** „ O_2

c) 0,37 ccm Rückstand (= 1,1 ccm Saft) + 1,2 ccm neutral. Ultrafiltrat + 0,4 ccm dest. Wasser . . **179** „ O_2

d) 0,37 ccm Rückstand (= 1,1 ccm Saft) + 1,0 ccm Kochsaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,5 ccm dest. Wasser **236** „ O_2

e) 1,2 ccm neutral. Ultrafiltrat + 0,8 ccm dest. Wasser **12** „ O_2

f) 1,0 „ Kochsaft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . **29** „ O_2

[103.] Münchener Hefe. 12 ccm eingedickt auf 5,5 ccm. 3,6 ccm mit 5facher Menge Wasser gewaschen. Gewaschener Rückstand doppelt konzentriert. In 2 h 30′:

a) 1 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser . . . . . **84** cmm O_2

b) 1 ccm gewaschener Rückstand (= 2 ccm Saft) + 0,5 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,5 ccm dest. Wasser. . . **122** cmm O_2

c) 1,6 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . **7** „ O_2

d) 1,6 ccm Ultrafiltrat gekocht + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH **5** „ O_2

b) Ultrafiltration des wässerigen Auszugs aus Trockenpulver.

Der Wasserauszug aus „Atmungspulver" lässt sich wegen seiner Dünnflüssigkeit sehr viel schneller ultrafiltrieren. Wird aber hier der Wasserauszug aus neutralisiertem Pulver benutzt, so ist das Ultrafiltrat nicht mehr imstande, die Atmung des gewaschenen Rückstands zu erregen; wird dagegen der Extrakt aus nicht neutralisiertem (schwachsaurem) Pulver ultrafiltriert, so findet die Wiederbelebung der Rückstandsatmung statt, wenn man das nachträglich neutralisierte Ultrafiltrat hinzugibt. Das Verhalten hängt hier also von der „Vorgeschichte" ab. Offenbar wird der Atmungskörper bei der Filtration des neutralen bzw. ganz schwach alkalischen Extrakts zerstört. Auf diesen, wie ich glaube, bedeutungsvollen Umstand werde ich in der nächsten Arbeit noch zu sprechen kommen.

Beispiele: A. Neutralisierter Extrakt.

[104.] 0,55 g Pulver + 9,5 ccm dest. Wasser + 0,35 ccm n NaOH. 9,5 ccm zentrifugiert; vom Auszug 6,5 ccm ultrafiltriert; sehr stark gewaschen; Rückstand 3 fach konzentriert. In 4^h 30′:

a) 2 ccm Wasserextrakt . . . . . **121** cmm O_2
b) 1 ccm gewaschener Rückstand (= 3 ccm Wasserextrakt) + 1 ccm dest. Wasser. . . . . **4** „ O_2
c) 1 ccm gewaschener Rückstand + 1 ccm Ultrafiltrat **5** „ O_2
d) 1 ccm Ultrafiltrat . . . . . **3** „ O_2

[105.] 2,15 g Pulver + 17 ccm dest. Wasser + 1,4 ccm n NaOH. 17,5 ccm zentrifugiert; vom Auszug 10 ccm ultrafiltriert; Rückstand 3 fach eingedickt. 2 ccm davon mittelstark gewaschen, 3 fach konzentriert benutzt. In 3^h 30′:

a) 1 ccm Wasserextrakt + 1 ccm dest. Wasser . . **49** cmm O_2
b) 1 ccm eingedickter Rückstand (= 3 ccm Wasserextrakt) + 1 ccm dest. Wasser. . . . . **57** „ O_2
c) 1 ccm gewaschener Rückstand (= 3 ccm Wasserextrakt) + 1 ccm dest. Wasser. . . . . **5** „ O_2
d) 1 ccm gewaschener Rückstand + 1 ccm Ultrafiltrat **16** „ O_2
e) 1 ccm Ultrafiltrat . . . . . **14** „ O_2

B. Nicht neutralisierter Extrakt.

[106.] 2,55 g Pulver + 21,5 ccm dest. Wasser zentrifugiert, davon 12 ccm ultrafiltriert, auf 4 ccm eingedickt, 2,6 ccm des Rückstands mit 10 facher Menge Wasser gewaschen, gewaschener Rückstand 2 fach konzentriert; nachher alles genau neutralisiert. In 3 h:

a) 1 ccm Wasserextrakt + 0,8 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,2 ccm dest. Wasser . . . . . **105** cmm O_2

b) 1 ccm eingedickter Rückstand (= 3 ccm Extrakt) + 0,7 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,3 ccm dest. Wasser . **186** „ O_2

c) 1 ccm gewaschener Rückstand (= 2 ccm Extrakt) + 0,15 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 1 ccm dest. Wasser . **44** „ O_2

d) 1 ccm gewaschener Rückstand + 1 ccm Ultrafiltrat + 0,35 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **99** „ O_2

e) 1,6 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . **10** „ O_2

c) Verhalten von Ultrafiltrat und Kochsaft.

Durch die Ultrafiltration des Mazerationssaftes, Auffangen des Ultrafiltrates und Waschen des Rückstandes haben wir „Atmungskörper“ und „Enzym“ in ähnlicher Weise getrennt wie bei der Acetonhefe durch Zentrifugieren und anschliessendes Waschen. Der Rückstand ist thermolabil, das Ultrafiltrat thermostabil. Das Ultrafiltrat und ebenso der Mazerationskochsaft stimmen auch sonst in ihren wesentlichen Eigenschaften mit dem Acetonhefeextrakt überein. Das Ultrafiltrat zeigt für sich meist eine geringe Sauerstoffzehrung, diese ist wiederum am geringsten in saurer Lösung, stärker in neutraler, noch stärker in alkalischer Lösung. Auch gelingen die Versuche mit „Alkaliinkubation“ des Ultrafiltrats: solches, das einige Stunden alkalisch gemacht an der Luft gestanden hat, erregt die Atmung des Rückstands nicht oder schwächer als ein neutral erhaltenes. Diese Alkaliinkubation lässt sich, wie es scheint, durch 5 Minuten langes Kochen in alkalischer Lösung ersetzen.

Beispiele:

A. Sauerstoffverbrauch des Ultrafiltrats.

[107.] Ultrafiltrat aus Pulverextrakt. In 3 h:

a) 1,6 ccm Ultrafiltrat (nicht neutralisiert) + 0,4 ccm dest. Wasser ($p_H = 6$). . . . . **6** cmm O_2

b) 1,6 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH ($p_H = 8$) **10** „ O_2

[108.] Ultrafiltrat aus Mazerationssaft. In 1 h 30′:

a) 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,8 ccm dest. Wasser (neutral). . . . . 5 cmm O_2

b) 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,2 ccm n NaOH + 0,8 ccm dest. Wasser (alkalisch) . . . . . 9 „ O_2

B. Alkaliinkubation des Ultrafiltrats.

[109.] Berliner Hefe. 10 ccm Mazerationssaft ultrafiltriert; Rückstand in 4 h 140 fach gewaschen. 2 ccm Ultrafiltrat + 0,25 ccm n NaOH 2½ h bei 29° C. an der Luft; dann mit 0,25 ccm n HCl neutralisiert. In 1 h 20′:

a) Kontrolle: 2 ccm Mazerationssaft neutralisiert . . 49 cmm O_2

b) 0,4 ccm Rückstand (= 2 ccm Kontrolle) + 1,6 ccm dest. Wasser . . . . . 27 „ O_2

c) 0,4 ccm Rückstand + 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm dest. Wasser + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . 50 „ O_2

d) 0,4 ccm Rückstand + 1,2 ccm inkubiertes Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,1 ccm dest. Wasser . 17 „ O_2

e) 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,7 ccm dest. Wasser . . . . . 0 „ O_2

[110.] 11 ccm Saft ultrafiltriert; Rückstand 450 fach gewaschen. 2,5 ccm Ultrafiltrat + 0,3 ccm n NaOH 5′ auf 100° C.; dann mit 0,3 ccm n HCl neutralisiert. Rückstand 3 fach konzentriert. In 1 h 30′:

a) 1,2 ccm Saft + 0,8 ccm dest. Wasser . . . . 54 cmm O_2

b) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . 19 „ O_2

c) 0,4 ccm Rückstand + 1,2 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . 51 „ O_2

d) 0,4 ccm Rückstand + 1,5 ccm alkalisch gekochtes Ultrafiltrat + 0,1 ccm dest. Wasser . . . . . 30 „ O_2

e) 1,2 ccm Ultrafiltrat + 0,8 ccm dest. Wasser . . 4 „ O_2

Der Kochsaft verhält sich im ganzen ähnlich wie das Ultrafiltrat, in einzelnen Punkten aber abweichend. Zunächst ist seine Oxydationsgrösse von der Kochdauer abhängig. Wird er statt 40—60 Sekunden 4—5 Minuten in kochendem Wasser erhitzt, so tritt eine spontane Wiederverflüssigung unter Ausscheidung eines festen Gerinnsels ein. Die Sauerstoffzehrung beträgt jetzt nur noch die Hälfte. Der Oxydationsvorgang des 40 Sekunden erhitzten Kochsafts ist aber nicht ein hitzebeständiger Teil der Saftatmung, sondern verhält sich ganz reziprok zu ihr: am geringsten ist er bei deren Optimum, in neutraler Lösung, nimmt noch stärker

als im Ultrafiltrat nach der alkalischen Seite zu, aber abweichend von diesem und vom Acetonhefeextrakt auch — wenn auch in nicht so hohem Grade — nach der sauren Seite. Die „Alkaliinkubation des Kochsaftes“ und das Erhitzen in alkalischer Lösung führten nie zu einer deutlichen Abschwächung der Atmungserregung durch ihn; vielleicht geschah beides nicht lange genug — aber hier unterscheidet er sich doch von den bisher besprochenen Extrakten. In einigen Fällen wurde auch Wasserauszug aus Trockenpulver zunächst in saurer, neutraler und alkalischer Lösung atmen gelassen, dann nach einigen Stunden neutralisiert, aufgekocht und nunmehr die verschiedenen Proben zur Erregung der Atmung gewaschener Acetonhefe benutzt; auch hier ergab sich kein Unterschied. Jedenfalls wird hier der Atmungskörper nicht so leicht in alkalischer Lösung zerstört. Diese Versuche zeigten ferner, dass die starke und progressive Herabsetzung der Atmung in alkalischer Lösung, die wir in allen Fällen antrafen, wesentlich auf einer Schädigung des „Enzyms“ beruhen muss. Denn derselbe „alkalisch inkubierte“ Wasserauszug aus Pulver, der nach Neutralisation und Aufkochen die Atmung gewaschener Acetonhefe noch erregte, also den Atmungskörper noch besass, atmete selbst, neutralisiert, aber nicht erhitzt, gar nicht mehr.

Beispiele: A. Sauerstoffverbrauch des Kochsaftes.

[111.] Kochsaft verschieden lange erhitzt, Atmung mit und ohne Methylenblau.

I 40″ II 5′ bei 100° C. In 2h 40′:

a) 1,1 ccm von Kochsaft I neutralisiert + 0,9 ccm dest. Wasser . . . . . **32** cmm O_2
b) 1,1 ccm von Kochsaft I neutralisiert + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,025 % Methylenblau . . . . **91** „ O_2
c) 1,1 ccm Kochsaft II neutralisiert + 0,9 ccm dest. Wasser . . . . . **13** „ O_2
d) 1,1 ccm Kochsaft II neutralisiert + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,025 % Methylenblau . . . . . **25** „ O_2

[112.] Kochsaft bei verschiedener Reaktion. (1′ bei 100° C.). In 2h:

a) 1,0 ccm Kochsaft + 1,0 ccm dest. Wasser (p_H = 5,5—6) . . . . . **15** cmm O_2
b) 1,0 ccm Kochsaft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH (p_H = 7,5) **5** „ O_2
c) 1,0 ccm Kochsaft + 0,4 ccm n NaOH (p_H = etwa 11) + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **29** „ O_2

[113.] Kochsaft bei verschiedener Reaktion. (1′ bei 100° C.). In 1 h 40′:

a) 1,0 ccm Kochsaft + 1,0 ccm dest. Wasser ($p_H = 6$) **9** cmm O_2
b) 1,0 ccm Kochsaft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH ($p_H = 7{,}5$) **4** „ O_2
c) 1,0 ccm Kochsaft + 0,4 ccm n NaOH ($p_H =$ etwa 11) + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **30** „ O_2

[114.] Kochsaft bei verschiedener Reaktion. (40″ bei 100° C.). In 2 h 40′:

a) 1,0 ccm Kochsaft + 1,0 ccm dest. Wasser ($p_H = 6$) **31** cmm O_2
b) 1,0 ccm Kochsaft + 0,1 ccm n NaOH + 0,9 ccm dest. Wasser ($p_H = 7{,}5$) . . . . . **12** „ O_2
c) 1,0 ccm Kochsaft + 0,4 ccm n NaOH + 0,6 ccm dest. Wasser ($p_H = 11$) . . . . . **45** „ O_2

(Vgl. hierzu auch Fig. 2.)

B. „Alkaliinkubation" des Kochsaftes.

[115.] Alter Mazerationssaft. 10 ccm auf Ultrafilter 450fach gewaschen; 3fach konzentriert. Kochsaft (1′ 30″ bei 100° C.) inkubiert $3\frac{1}{2}$ h bei 29° C.

I. neutral: 2,3 ccm + 0,2 ccm n NaOH,
II. alkalisch: 3,3 ccm + 1,0 ccm n NaOH; dann mit 0,7 ccm HCl neutralisiert. In 2 h:

a) 1,0 ccm Saft + 0,14 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser . . . . . **26** cmm O_2
b) 0,35 ccm Rückstand + 1,65 ccm dest. Wasser . **8** „ O_2
c) 0,35 ccm Rückstand + 1,1 ccm neutral inkubierter Kochsaft + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **31** „ O_2
d) 0,35 ccm Rückstand + 1,6 alkalisch inkubierter Kochsaft . . . . . **27** „ O_2
e) 1,1 ccm neutral inkubierter Kochsaft + 0,9 ccm dest. Wasser . . . . . **0** „ O_2
f) 1,6 ccm alkalisch inkubierter Kochsaft + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **1** „ O_2

[116.] 11 ccm auf Ultrafilter 450fach gewaschen, Rückstand 3fach. 2,4 ccm Kochsaft + 0,72 ccm n NaOH (stark alkalisch) 5′ gekocht; dann mit 0,7 ccm n HCl neutralisiert. In $1\frac{1}{2}$ h:

a) 1,2 ccm Saft + 0,8 ccm dest. Wasser (nicht neutralisiert) . . . . . **54** cmm O_2
b) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **19** „ O_2
c) 0,4 ccm Rückstand + 1,2 ccm Kochsaft + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **45** „ O_2
e) 0,4 ccm Rückstand + 1,9 ccm alkalisch gekochter Kochsaft . . . . . **42** „ O_2

[117.] 9 ccm Saft auf Ultrafilter 780 fach gewaschen. Rückstand 3 fach:

Kochsaft I: 3,5 ccm + 1,0 ccm n NaOH (20′ bei 90—100° C.)
Kochsaft II: 3,5 ccm + 0,5 ccm n HCl (20′ bei 90—100° C.)

Nachher beides neutralisiert. In 1 h 30′:

a)	1,0 ccm Saft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser	**34**	cmm O_2
b)	0,4 ccm Rückstand (= 1,2 ccm Saft) + 1,6 ccm dest. Wasser	**0**	„ O_2
c)	0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm alkalisch gekochter Kochsaft I	**39**	„ O_2
d)	0,4 ccm Rückstand + 1,3 ccm sauer gekochter Kochsaft II + 0,3 ccm dest. Wasser	**32**	„ O_2
e)	1,2 ccm (neutralisierter) Kochsaft I + 0,8 ccm dest. Wasser	**4**	„ O_2
f)	1,0 ccm (neutralisierter) Kochsaft II + 1,0 ccm dest. Wasser	**8**	„ O_2

C. „Alkaliinkubation" von Pulverextrakt.

[118.] 1,2 g Pulver + 10,5 ccm dest. Wasser + 0,85 ccm n NaOH, zentrifugiert.

I. 1,1 ccm Wasserextrakt + 0,9 ccm dest. Wasser auf Eis (neutral) für 5 h,
II. 1,1 ccm Wasserextrakt + 0,9 ccm dest. Wasser bei 29° C. (neutral) für 5 h,
III. 1,1 ccm Wasserextrakt + 0,75 ccm dest. Wasser + 0,15 ccm n NaOH bei 29° C. (alkalisch) für 5 h.

Dann I—III 3′ auf 95° C. und III neutralisiert.

1,8 g Acetonhefe: 18 ccm Wasser. 15,2 ccm zentrifugiert, gewaschen; auf 8 ccm aufgefüllt. In 1 h 40′:

a)	2 ccm Acetonhefesuspension ungewaschen	**76**	cmm O_2
b)	1 ccm Acetonhefe gewaschen + 1 ccm dest. Wasser	**4**	„ O_2
c)	1 ccm Acetonhefe gewaschen + 1 ccm Wasserextrakt I (gekocht)	**17,5**	„ O_2
d)	1 ccm Acetonhefe gewaschen + 1 ccm Wasserextrakt II (gekocht)	**18,5**	„ O_2
e)	1 ccm Acetonhefe gewaschen + 1 ccm Wasserextrakt III (gekocht)	**17,5**	„ O_2

[119.] 1,5 g Pulver + 11,5 ccm dest. Wasser + 1,1 ccm n NaOH, zentrifugiert.

I. 3,2 ccm Wasserextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser auf Eis (neutral) für 5 h,
II. 3,2 ccm Wasserextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser bei 29° C. (neutral) für 5 h,
III. 3,2 ccm Wasserextrakt + 0,4 ccm n NaOH bei 29° C. (alkalisch) für 5 h.

1,5 g Acetonhefe: 15 ccm Wasser. 13 ccm zentrifugiert, gewaschen; auf 6,5 ccm aufgefüllt.

III neutralisiert; I—III je zur Hälfte aufgekocht. In 2 h:

a)	2 ccm Acetonhefesuspension ursprünglich . . .	39 cmm	O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	0 „	O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm gekochter Wasserextrakt I	30 „	O_2
d)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm gekochter Wasserextrakt II.	25 „	O_2
e)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm gekochter neutralisierter Wasserextrakt III	27 „	O_2
f)	1,0 ccm gekochter Wasserextrakt I + 1,0 ccm dest. Wasser	2 „	O_2
g)	1,8 ccm Wasserextrakt II, nicht gekocht + 0,4 ccm dest. Wasser	56 „	O_2
h)	2,1 ccm Wasserextrakt III, nicht gekocht, neutralisiert	7 „	O_2

Während h zeigt, dass der alkalisch inkubierte Extrakt nach Neutralisation nicht mehr atmet, erregt er, gekocht, die Atmung der Acetonhefe wie der neutral inkubierte (e = d).

[120.] 1,2 g Pulver + 10 ccm dest. Wasser + 1,0 ccm n NaOH zentrifugiert.

I. 1,7 ccm Wasserextrakt + 0,3 ccm dest. Wasser bei 29° C. $4^1/_2$ h.
II. 1,7 ccm Wasserextrakt + 0,3 ccm n NaOH bei 29° C. $4^1/_2$ h,
II neutralisiert; I und II gekocht.

2 g Acetonhefe: 20 ccm Wasser. 15 ccm zentrifugiert, gewaschen; auf 7,5 ccm aufgefüllt. In 1 h 10′:

a)	2 ccm Acetonhefe ungewaschen	62 cmm	O_2
b)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm dest. Wasser	2 „	O_2
c)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm gekochter Wasserextrakt I	24 „	O_2
d)	1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1,0 ccm gekochter Wasserextrakt II (neutralisiert)	22 „	O_2
e)	0,8 ccm gekochter Wasserextrakt I + 1,0 ccm dest. Wasser	0 „	O_2
f)	0,8 ccm gekochter Wasserextrakt II + 1,0 ccm dest. Wasser	4 „	O_2

d) Erregung des Ultrafiltrationsrückstandes durch Acetonhefeextrakt.

Schon im Kapitel II habe ich auf die Symmetrie im Verhalten von Acetonhefe und Mazerationssaft aufmerksam gemacht, dass nämlich ebensogut wie der Mazerationskochsaft oder der erhitzte Wasserauszug aus Trockenpulver imstande ist, die Atmung der gewaschenen Acetonhefe zu erregen, auch umgekehrt der Acetonhefeextrakt die Atmung des Ultrafiltrationsrückstandes des Saftes erregt. Hierfür sind schon bei

den Versuchen 98 und 99 Belege gegeben. Andere Beispiele seien hier angeschlossen. Die Atmungserregung ist dabei sehr stark; die ursprüngliche Oxydationsgrösse wird annähernd erreicht oder auch noch übertroffen. Dass bei den umgekehrten Experimenten des Kapitel II kein ebenso vollständiges Ergebnis erzielt wurde, liegt, wie dort schon gesagt wurde, wohl nur an technischen Mängeln. Endlich wurde zur weiteren Bestätigung, dass die Atmungserregung des Mazerationssaftrückstandes unter genau den gleichen Bedingungen vom Acetonhefeextrakt hervorgebracht wird wie die der gewaschenen Acetonhefe, dieser ebenfalls ultrafiltriert. Da ein sehr viel benutztes Ultrafilter verwandt wurde, war nur eine schwache Verdünnung des Atmungskörpers im Ultrafiltrat, eine noch geringere Konzentrierung über dem Filter zu erwarten. Beides liess sich aber feststellen. Ebenso wurde auch der Mazerationskochsaft ultrafiltriert. Dabei ergab sich nun ebenfalls, dass der ultrafiltrierte Kochsaft schwächer erregt als der Ausgangskochsaft und genau so stark wie das Ultrafiltrat des — ungekochten — Mazerationssaftes. Dieser Versuch bestätigt einmal, dass die Differenz zwischen Atmungserregung von Ultrafiltrat und Kochsaft durch die Verringerung des Atmungskörpers beim Ultrafiltrieren bedingt ist, und andererseits, dass der Atmungskörper durch 40 Sek. langes Erhitzen auf 100° C. nicht geschädigt wird.

Beispiele.

[121.] 10 ccm Mazerationssaft ultrafiltriert, 60 fach gewaschen; Rückstand 3 fach konzentriert. 9 ccm Acetonhefeextrakt (24 h mit Phenylurethan im Eisschrank aufbewahrt) ultrafiltriert; 1,5 ccm Rückstand davon. In 5 h:

a) 1 ccm Mazerationssaft + 0,15 ccm n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser . . . . . **177** cmm O_2
b) 0,35 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **31** „ O_2
c) 0,35 ccm Rückstand + **1,2** ccm Acetonhefeextrakt + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **145** „ O_2
d) 0,35 ccm Rückstand + **1,0** ccm Extraktrückstand + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **151** „ O_2
e) 0,35 ccm Rückstand + **1,2** ccm Extraktultrafiltrat + 0,4 ccm dest. Wasser . . . . . **93** „ O_2

[122.] 12 ccm Saft ultrafiltriert, 860 fach gewaschen; Rückstand 3 fach konzentriert. Kochsaft (40″ bei 100° C.) ultrafiltriert. Acetonhefeextrakt 24 h mit Phenylurethan im Eisschrank aufbewahrt. In 2 h:

a) 1 ccm Mazerationssaft + 1,0 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . **54** cmm O_2
b) 0,35 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . . **0** „ O_2

c) 0,35 ccm Rückstand + 1,1 ccm Kochsaft (neutralisiert) + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **52** cmm O_2

d) 0,35 ccm Rückstand + 1,1 ccm Kochsaft-Ultrafiltrat (neutralisiert) + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . **31** „ O_2

e) 0,35 ccm Rückstand + 1,0 ccm Ultrafiltrat + 0,6 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH (neutralisiert) . . . . . **32** „ O_2

f) 0,35 ccm Rückstand + 1,1 ccm Acetonhefeextrakt + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **59** „ O_2

e) Methylenblauatmung.

Schliesslich sei auch bei diesem Abschnitt darauf hingewiesen, dass die Methylenblausteigerung der Atmung mit dieser parallel geht. Dies gilt für den Kochsaft, soweit er selbst eine Oxydation aufweist, für die restierende Atmung des gewaschenen Rückstandes sowie ihre Wiederbelebung. Es erscheint danach sehr wahrscheinlich, dass derselbe Körper sowohl die Atmung als die vermehrte Oxydation in Gegenwart von Methylenblau verursacht. Da diese vermittelst der Reduktion des Methylenblau zustande kommt, heisst das soviel, als dass Atmungskörper und Reduktionskörper identisch sind. Ehe wir mehr über diese Vorgänge wissen, hat es keinen Sinn, weitere Hypothesen an diese Feststellung zu knüpfen. Nur sei nochmal, wie schon in der vorigen Arbeit, darauf hingewiesen, dass deshalb das Enzym der Atmung und Reduktion nicht identisch zu sein braucht.

Schluss: Trotz der Einführung besonderer Ausdrücke, wie „Atmungskörper", „Atmungserregung", und der Bezeichnung der thermolabilen Substanz von Acetonhefe und Mazerationsextrakt als „Enzym" habe ich die Darstellung in dieser Arbeit möglichst hypothesenfrei gehalten. In der folgenden, wo wir die Natur des Atmungskörpers genauer bestimmen wollen, kann das nicht geschehen. Dabei werde ich mich neben weiteren Experimenten auch auf die hier mitgeteilten stützen, die uns dabei noch in anderem Zusammenhang begegnen werden.

Zusammenfassung.

Die wesentlichen Ergebnisse der vorstehenden Arbeit sind die folgenden:

I. Die Atmungsgrösse nicht gewaschener Acetonhefe schwankt in weiten Grenzen; sie lässt mit zunehmendem Alter des Hefepräparats sehr nach, ist stark abhängig von der Reaktion — das

Optimum liegt am Neutralpunkt — und nimmt bei Verdünnung der Suspension von einer gewissen Konzentration an relativ ab. In reinem Sauerstoff wird sie gesteigert. Die prozentuale Steigerung der Atmung durch Methylenblau nimmt dagegen nach der sauren Seite kontinuierlich zu und ist ausserdem von mannigfaltigen Milieueinflüssen abhängig. — Durch Narkotika wird die Atmung in ähnlichen Konzentrationen wie die Gärung der Acetonhefe gehemmt, nicht aber durch Blausäure.

II. Die Atmung der Acetonhefe erlischt durch Waschen mit Wasser und lässt sich durch Zugabe des Wasserextrakts wieder hervorrufen. Die Grösse der wiedererweckten Atmung ist proportional der Konzentration einer wasserlöslichen Substanz oder Substanzgemisch, des „Atmungskörpers". Genau entsprechend verhält sich die Methylenblauatmung. Während die extrahierte Hefe thermolabil ist, kann der Atmungskörper ohne Schädigung gekocht werden, durch längeres Erhitzen auf dem Wasserbad wird er allmählich inaktiviert; doch lässt er sich im Vakuum ohne Verlust zur Trockne eindampfen. Durch 85 % Alkohol wird er ausgefällt. Bei der Ultrafiltration reichert er sich teilweise über dem Filter an. — Der Extrakt für sich verbraucht etwas Sauerstoff, mehr in alkalischer Lösung, wobei der Atmungskörper einer teilweisen Zerstörung unterliegt. — Der Acetonhefeextrakt lässt sich für die Atmungserregung durch Auszug aus gekochter Bierhefe ersetzen sowie durch gekochten Mazerationssaft und den Auszug des aus Mazerationssaft hergestellten Trockenpulvers.

III. Der Hefemazerationssaft (Lebedew) zeigt auch eine starke Sauerstoffatmung, die in ihren wesentlichsten Eigenschaften mit der der Acetonhefe übereinstimmt. Dies gilt für die Abhängigkeit von der Reaktion, Thermolabilität, Hemmung durch Narkotika, Steigerung durch Methylenblau und in reinem Sauerstoff. Nur findet sich nicht der Einfluss der Konzentration wie bei der Acetonhefe. Die gewaschene Trockenhefe atmet weder für sich, noch steigert sie die Atmung des Mazerationssaftes.

Das Atmungssystem lässt sich aus dem Saft durch 85—90 % Alkohol quantitativ ausfällen. Durch Waschung mit Alkohol-Äther und Vakuumtrocknung erhält man ein haltbares „Atmungspulver". Nach Aufschwemmung in Wasser geht das Atmungssystem aus dem Pulver vollständig wieder in Lösung; der nichtgelöste Teil des Niederschlags ist inaktiv. Die Atmung des Wasserauszugs entspricht

völlig der des Mazerationssaftes. Im Wasserauszug bildet sich Kohlensäure gleich ein Viertel bis zur Hälfte des Sauerstoffverbrauchs.

Beim Absaugen des Saftes oder des Auszugs aus Trockenpulver auf dem Ultrafilter lässt sich die Atmung zunächst konzentrieren. Durch gründliches Waschen mit Wasser wird dagegen der Ultrafiltrationsrückstand völlig inaktiv; seine Atmung wird aber durch Zugabe des Ultrafiltrats und in noch höherem Maasse durch gekochten Mazerationssaft wieder erregt. Der Rückstand entspricht der extrahierten Acetonhefe, der Kochsaft und das Ultrafiltrat dem Acetonhefeextrakt. Sie können sich wechselseitig vertreten und zeigen auch sonst viele gleiche Eigenschaften. — Überall verhält sich die Steigerung der Atmung durch Methylenblau qualitativ wie die Atmung selbst.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Kiel.)

Untersuchungen zur Atmung getöteter Zellen.

III. Mitteilung.

Die Atmungserregung in gewaschener Acetonhefe und dem Ultrafiltrationsrückstand von Hefemazerationssaft.

Von

Otto Meyerhof.

(Mit 4 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Seite

Erstes Kapitel. Versuche zur Wiederbelebung der Atmung durch chemische Substanzen 428
Zweites Kapitel. Spielt die Sulfhydrilgruppe eine Rolle bei der Atmungserregung? 432
1. Das Vorkommen der Sulfhydrilgruppe im Extrakt 432
2. Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure in Gegenwart von gewaschener Acetonhefe. 437
Drittes Kapitel. Die Atmungserregung durch Hexosephosphat 452
1. Versuche mit Ultrafiltrationsrückstand. 454
2. Versuche mit nicht filtriertem Mazerationssaft 465
3. Versuche mit Acetonhefe 471

Erstes Kapitel.

Versuche zur Wiederbelebung der Atmung durch chemische Substanzen.

In der voranstehenden Arbeit ist unter anderem gezeigt, dass Acetonhefe durch Extrahieren mit Wasser und Mazerationssaft aus Lebedew'scher Trockenhefe durch Ultrafiltration und gründliches Waschen des Rückstands ihr Atmungsvermögen einbüssen, aber durch Zugabe der betreffenden Auszüge oder Kochsaft wiedererlangen. Die wasserlösliche Substanz, die für die Atmung erforderlich ist — bzw. das Substanzgemisch —, wurde als Atmungskörper bezeichnet. Unsere Aufgabe ist es jetzt, die Natur dieses Atmungskörpers näher zu ergründen. Wir können dabei so vorgehen, dass wir in den Extrakten nach Stoffen suchen, die zur Atmungserregung in irgendeiner Hinsicht befähigt erscheinen, und auch so, dass wir durch Zusatz bestimmter chemischer Substanzen an Stelle der Extrakte die Atmung wiederbeleben. Vollkommen wäre die Aufgabe gelöst, wenn sich

zeigen liesse, dass nach der ersten Methode gefundene Stoffe, nach dem zweiten Verfahren geprüft, die Atmung in genau berechnetem Umfang wiederherstellen. Von einer solchen Lösung ist diese Arbeit erheblich entfernt, zumal einzelne Teile vor ihrer Beendigung infolge des gegenwärtigen Mangels an Material abgebrochen werden mussten. Ihre Fortsetzung muss einer späteren Zeit vorbehalten werden.

Auf den ersten Blick fallen gewisse Analogien zwischen unserem Atmungskörper und anderen von verschiedenen Forschern beschriebenen Substanzen des Stoffwechsels auf. So geben Batelli und Stern[1]) an, dass die Atmungsgrösse zerkleinerten Muskelgewebes durch Waschen mit Wasser stark zurückginge, aber durch Zugabe des Wasserauszuges wiederhergestellt würde. Die wirksame Substanz des Extraktes nennen sie Pnein. Sie ist dialysabel, kochbeständig, lässt sich im Vakuum konzentrieren, wird durch 75 % Alkohol gefällt. Sie ist für sich nicht autoxydabel, wird bei 200° C. zerstört. Nach Thunberg[2]) lässt sich das Oxydationsvermögen der zerkleinerten extrahierten Muskulatur wieder auf seinen ursprünglichen Wert bringen durch Zusatz von Bernsteinsäure. Der Sauerstoffmehrverbrauch dient hier aber, wie späterhin nachgewiesen wurde, der Oxydation der Bernsteinsäure zu Fumarsäure[3]), und es ist wenig wahrscheinlich, dass sich dieser Vorgang in annähernd ähnlichem Umfang in der ungewaschenen Muskulatur als hauptsächlichster Oxydationsprozess abspielen sollte. Auch wurde von Batelli und Stern die Ähnlichkeit mit der Atmungserregung durch das Pnein bestritten, weil dieses im Atmungsprozess nicht verbraucht oder auch nur verringert werden soll.

Eine weitere Analogie besteht zwischen dem Atmungskörper und dem von Harden und Young[4]) entdeckten Koferment der alkoholischen Gärung: es ist dialysabel und kochbeständig, durch Alkohol und Aceton einigermaassen fällbar, wird der Acetonhefe und Trockenhefe durch Waschen mit Wasser entzogen, im Hefepresssaft durch Ultrafiltration vom Zymaserückstand getrennt, wird durch längeres Kochen in alkalischer Lösung zerstört, ebenso durch Glühen. Die Über-

1) Zusammenfassung: Abderhalden, Handb. d. biochem. Arbeitsmethoden Bd. 3 T. 1 S. 468.

2) Skandin. Arch. f. Physiol. Bd. 25 S. 37. 1911.

3) Einbeck, Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 87 S. 145. 1913, Bd. 90 S. 301. 1914.

4) Journ. of Physiol. Bd. 32. 1904 (Proceedings). Zusammenfassung: Harden, Alcoholic Fermentation p. 54ff. London 1911.

einstimmung mit dem von uns beschriebenen Körper geht sogar noch weiter, denn wie aus den Zahlen von Harden und Young[1]) sowie von Buchner und Antoni[2]) hervorgeht, stellt der Kochsaft aus Hefepresssaft die Gärkraft in stärkerem Maasse wieder her als das Ultrafiltrat. Schliesslich wird auch der Atmungskörper, wie ich nach Abschluss der vorigen Arbeit noch feststellte, ebenso wie nach Harden's Beobachtung das Koferment der Gärung durch Bleiacetat in neutraler Lösung nur zum kleineren Teil gefällt[3]). Doch da auch die Zusammensetzung des Koferments nicht bekannt ist, wollen wir die durch die chemischen wie physiologischen Eigenschaften nahe gelegte Möglichkeit hier nicht weiter diskutieren, ob unser Körper vielleicht mit dem Koferment der Gärung identisch ist[4]). Es sei noch hervorgehoben, dass auch das bei der Gärung gebildete Hexosephosphat in den erwähnten Eigenschaften abgesehen von seiner Fällbarkeit durch Bleiacetat mit unserem Atmungskörper übereinstimmt. —

Dass es sich bei dem Atmungskörper um eine Substanz oder ein Substanzgemisch handelt und nicht um einen blossen „Bedingungskomplex" der Atmung, geht aus sehr vielen Umständen, so zum Beispiel den Fällungen mit Alkohol hervor. Diese Substanz könnte auch bei der Atmung die Rolle eines Kofermentes oder eines Nährstoffs oder von beidem spielen. Das eigentliche Enzym dagegen dürfte in dem thermolabilen Rückstand gelegen sein. Mit dessen Eigenschaften beschäftigt sich diese Arbeit nicht. Doch sei gegen die gelegentlich geäusserte Vermutung, Atmungs- oder Reduktionsenzym seien mit der Zymase identisch, angeführt, dass noch gut atmende und reduzierende, mehrere Monate alte Acetonhefe nicht mehr gärte, obwohl ihr Wasserauszug imstande war, gärungsunwirksamen Ultrafiltrationsrückstand zu aktivieren, das Koferment also noch vorhanden war. Mithin war der Zymasekomplex mindestens teilweise zerstört.

Unter Berücksichtigung der angeführten Gesichtspunkte wurde eine grosse Zahl von Stoffen meist an gewaschener Acetonhefe, zum Teil am Rückstand des Mazerationssaftes geprüft, ob sie zur Wiederbelebung der Atmung befähigt wären.

---

1) Zum Beispiel a. a. O. Tabelle S. 56.

2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 46 S. 136. 1905.

3) Harden, Alcoholic Fermentation p. 62.

4) Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen konnte ich weitere Beobachtungen machen, die eine mindestens teilweise Identität beider Körper sehr wahrscheinlich machen.

Zur Atmungserregung unwirksam erweisen sich: Eiereiweiss, Blutserum, Hämoglobinlösung, Pepton, Bouillon, Fleischwasserbouillon, Bierwürze, Nuklein aus Hefe, Glykogen, Traubenzucker, Kreatin, Kreatinin, Milchsäure, Bernsteinsäure, Fumarsäure, Oxalsäure, Acetaldehyd, Benzaldehyd, Alloxantin, Cystein, Äthylmerkaptan, Thiodiglykolsäure, Natriumphosphat, Fe-Salz, Mn-Salz.

Dagegen erhält man eine sehr eigenartige Oxydation bei gewaschener Acetonhefe durch bestimmte Sulfhydrilverbindungen: Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure (nicht ausgesprochen durch β-Thiomilchsäure) und eine ausser in quantitativer Beziehung mit der Extrakterregung weitgehend übereinstimmende Wiederbelebung des Atmungsvorganges durch hexosephosphorsaures Na. Dieser nahe verwandt endlich eine ähnliche Wirkung von Hexosen in Verbindung mit anorganischem Phosphat, „käuflicher Lävulose" (ohne Phosphat) und viel schwächer von organischen Phosphorsäureverbindungen: nukleinsaurem Na, Glycerinphosphorsaurem K. Diese, wie ich glaube, wichtigen positiven Befunde werden in den beiden folgenden Kapiteln ausführlich behandelt. Hier seien nur einige Bemerkungen über die übrigen Substanzen gestattet.

Von den genannten Stoffen wurden selbst hergestellt: Nukleinsubstanz aus Bierhefe nach Kossel[1]), Cystein aus Merck's Cystin durch Reduktion mit Zinn und Salzsäure nach Baumann[2]), β-Thiomilchsäure aus β-Jodpropionsäure mit KSH nach Friedmann[3]). Das hexosephosphorsaure Na wurde durch Schütteln mit oxalsaurem Na aus dem Ca-Salz gewonnen. Dies hatte Herr Prof. Euler dem Institut bei früherer Gelegenheit zur Verfügung gestellt.

Von den als unwirksam bezeichneten Substanzen sind Alloxantin, Cystein und Äthylmerkaptan in Lösung autoxydabel. Ein negatives Ergebnis bedeutet hier, dass diese in Gegenwart von gewaschener Acetonhefe nicht mehr und nicht schneller Sauerstoff aufnehmen wie ohne die Hefe unter sonst gleichen Umständen.

Bei Zusatz von milchsaurem Na und von bernsteinsaurem Na zu gewaschener Acetonhefe findet man öfters einen Mehrverbrauch von einigen Kubikmillimetern Sauerstoff gegenüber der Kontrolle innerhalb 4—5 Stunden, meist stärker ausgeprägt noch

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 3 S. 284. 1879, Bd. 4 S. 290. 1880, Bd. 7 S. 7. 1883.

2) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 8 S. 299. 1883.

3) Hofmeister's Beitr. Bd. 4 S. 501. 1903.

bei gleichzeitiger Gegenwart von Methylenblau. Diesen selbst bei hohen Salzkonzentrationen die Fehlergrenze kaum überschreitenden Sauerstoffverbrauch konnte ich mich nicht entschliessen, als positives Resultat anzusprechen. Wenn dieser wohl auch die gleiche Ursache haben dürfte wie in den entsprechenden Versuchen von Thunberg an extrahierter Muskulatur[1]) und Harden und Norris an gewaschener Trockenhefe — nicht Acetonhefe —[2]), so kann es sich dabei doch bei der Kleinheit und Unregelmässigkeit der Ausschläge unmöglich um eine Wiederherstellung des ursprünglichen Oxydationsvorgangs handeln. — Endlich steigert Benzaldehyd deutlich die noch vorhandene Atmung in Methylenblaugegenwart, ohne die „Restatmung" der gewaschenen Acetonhefe selbst zu vermehren. Dasselbe findet sich aber auch bei nicht gewaschener Hefe und dem Mazerationssaft und kommt auf Rechnung der „Aldehydsteigerung" der Methylenblauatmung.

Zweites Kapitel.

Spielt die Sulfhydrilgruppe eine Rolle bei der Atmungserregung?

1. Das Vorkommen der Sulfhydrilgruppe im Extrakt.

Eine Reihe von Tatsachen legt den Gedanken nahe, dass bei dem als Atmungskörper bezeichneten Komplex eine Sulfhydrilgruppe als Sauerstoffüberträger mitwirken könnte, dass also sich ein Stoff vermittels dieser Gruppe im Sinne eines Koferments der Atmung betätigt. Dafür bieten die folgenden Tatsachen allerdings keine Sicherheit; ja, einige sprechen sogar mit Bestimmtheit dagegen, dass diese Gruppe die ganze Rolle des Atmungskörpers erklärt. Doch ist ihre Mitwirkung immerhin nicht unwahrscheinlich, weil eine recht weitgehende Übereinstimmung besteht, erstens zwischen der atmungserregenden Wirkung des Extrakts und der jeweiligen Konzentration der Sulfhydrilgruppe darin, zweitens zwischen dem Einfluss des Extrakts auf gewaschene Acetonhefe und dem von α-Thiomilchsäure und Thioglykolsäure bei gleicher Reaktion.

---

1) a. a. O.

2) Biochem. Journ. vol. 9 p. 330. 1915, citiert nach Thunberg, Skandin. Arch. Bd. 35 S. 163. 1917.

Vor einigen Jahren hat Hefftер[1]) die Hypothese aufgestellt, dass die vitale Reduktionsfähigkeit der Gewebe gegenüber Farbstoffen und Schwefel allgemein auf der Anwesenheit einer thermostabilen Sulfhydrilgruppe beruhe, etwa im Cystein, indem 2 Moleküle unter Ausscheidung von 2 H-Atomen in ein Disulfid (Cystin) übergingen: $2\,RSH = R_2S_2 + 2\,H$. Gleichzeitig leugnet er die Mitwirkung von Fermenten (Reduktasen) bei diesen Reduktionsvorgängen. Diese Hypothese ist auch von Thunberg[2]) und anderen ernstlich in Erwägung gezogen und auf das Problem der Sauerstoffaffinität der Zellen überhaupt angewandt worden. Es kann allerdings nicht übersehen werden, dass es sich dabei doch eigentlich nur um eine durch verschiedene Analogien nahegelegte Vermutung handelt, dass die Annahme in quantitativer Beziehung wenig befriedigend und in mancher Hinsicht auch widerspruchsvoll ist. Eine andere, hier mehr interessierende Frage ist aber, ob in der Hefftер'schen Hypothese nicht ein zutreffender Kern steckt, der sich in unserem Fall, der Bedeutung des Atmungskörpers, herausschälen lässt.

Hefftер und seine Schüler haben gezeigt, dass eine unter bestimmten Kautelen für die Sulfhydrilgruppe als charakteristisch zu betrachtende Reaktion sich an den meisten tierischen Organen mit wechselnder Stärke nachweisen lässt; dass diese Organe ungefähr in gleichem Verhältnis Farbstoffe und Schwefel reduzieren, dass endlich Cystein und andere Thioverbindungen Methylenblau zu reduzieren imstande sind. Diese sehr empfindliche Reaktion ist die purpurrote Färbung, die bei Gegenwart von Natriumnitroprussid und Ammoniak entsteht, während mit NaOH statt Ammoniak eine etwas schneller verblassende, ziegelrote Färbung auftritt. Nach Abblassen der Färbung, Zusatz von Essigsäure und Kochen erhält man Berliner Blau. [Aceton gibt auf Zusatz von Essigsäure tief purpurrote Färbung, Brenztraubensäure gibt nur mit NaOH, nicht mit NH_3 eine rote Farbe, Kreatinin gibt mit Ammoniak und Natriumnitroprussid eine ziegelrote, allmählich auftretende Färbung[3]).] In der Tat erhält man mit Trockenhefe und Acetonhefe

1) Mediz.-naturw. Arch. Bd. 1 S. 81. Urban & Schwarzenberg 1908.

2) Thunberg, Asher-Spiro's Ergebn. d. Physiol. Bd. 11 S. 328. 1911.

3) Die Färbung mit Nitroprussid und Natronlauge ist ja eine sehr allgemeine Reaktion auf Ketongruppen; die momentane Purpurfärbung mit NH_3 dagegen scheint allerdings nur bei SH-Gruppen vorzukommen, obwohl das noch nicht ausreichend kontrolliert zu sein scheint. Im folgenden wird sie als Sulfhydrilreaktion aufgefasst.

diese charakteristische Reaktion (Aceton, Kreatinin, Brenztraubensäure lassen sich ausschliessen), dagegen zum Beispiel bei den ebenfalls Methylenblau reduzierenden Acetoncoccen nicht. Allgemein kann also die Reduktionsfähigkeit der Zellen gegenüber Farbstoffen nicht auf dieser Gruppe beruhen. Schätzt man die Konzentration der Sulfhydrilgruppe in einer Aufschwemmung von frischer Acetonhefe in Wasser (1 : 10) nach der Stärke der Reaktion im Vergleich zu definierten chemischen Verbindungen, wie Cystein, Merkaptan, Thioglykolsäure, bei denen die Reaktion bei gleicher molarer Konzentration ungefähr gleich ist, so kommt man auf etwa $\frac{m}{3000}$-SH. Das Reduktionsvermögen entspricht aber, sowohl was die Geschwindigkeit als den Umfang der Reduktion betrifft, einer mehrhundertfach höheren Konzentration im Vergleich zu dem von Hefftер studierten Cystein. Dessen Reduktionszeit wird ferner durch Kochen kaum verändert, die der Acetonhefe enorm verlängert, ein Beweis, dass eben doch ein thermolabiles Ferment dabei mitwirkt, usw. Doch brauchen wir uns bei diesen der Hypothese in ihrer originalen Form anhaftenden Widersprüchen nicht aufzuhalten und verfolgen die uns hier interessierenden Tatbestände. Die beschriebene Probe auf SH-Gruppen wurde bei sämtlichen in der vorigen Arbeit verzeichneten Atmungsversuchen und noch vielen anderen, im ganzen weit über 1000 Fällen, angestellt — Zusatz von 0,2 ccm 4% Kaliumnitroprussid + 0,1 cm 25% Ammoniak zu 2 ccm Lösung — und ergibt im Zusammenhang das folgende Bild:

A. Acetonhefe. Frisch hergestellte Präparate geben in Wasser 1 : 10 die Reaktion in Stärke von höchstens $\frac{m}{2000}$-SH, ältere erheblich schwächer (vgl. Versuch 1 in der vorigen Arbeit). Die SH-Gruppe geht vollständig in den wässerigen Extrakt über; nach einmaligem Waschen ist die Acetonhefe selbst schon fast frei davon (vgl. Versuch 29—38). Im allgemeinen ist die Stärke der Reaktion proportional der atmungserregenden Wirkung des Extraktes. Die „Reaktion“ lässt sich auf dem Wasserbad konzentrieren, wird aber bei längerem Erhitzen abgeschwächt (vgl. Versuch 43). Eine Konzentrierung ohne Verlust gelingt im Vakuum (vgl. Versuch 44). Beim Glühen des Rückstands verschwindet sie (Versuch 43). Durch 85% Alkohol wird die SH-Gruppe gefällt und findet sich in der Auflösung des Nieder-

schlages, während das Filtrat frei davon ist (Versuch 48, 49). Durch 66 % Alkohol wird dagegen nur ein geringer Teil gefällt (Versuch 47). Durch ein Berkefeld-Filter geht die Gruppe ungeschwächt hindurch, nicht aber durch ein Ultrafilter. Im allgemeinen ist die Stärke der Reaktion im Ultrafiltrat parallel der Atmungserregung desselben (Versuch 51—56). Durch Alkali wird die Gruppe an der Luft allmählich beseitigt, während sie in neutraler Lösung viel beständiger, noch mehr in nicht neutralisiertem, saurem Extrakt ist (Versuch 57—63).

Eine quantitative Übereinstimmung zwischen atmungserregender Wirkung und SH-Konzentration besteht aber nicht durchweg: Durch Eindampfen auf dem Wasserbad wird die Atmungserregung des Extraktes relativ stärker abgeschwächt als die Reaktion, so dass sich zum Beispiel in Versuch 43 die Reihe der Färbungsstärken anders ordnet als die der Atmungsgrössen. Obwohl die Reaktion im Ultrafiltrat stark verringert ist, hat sie doch im Rückstand nicht entsprechend zugenommen. Die SH-Gruppe ist also nicht teilweise zurückgehalten, sondern bei der Ultrafiltration zerstört worden. Schliesslich wird bei der „Alkaliinkubation" des Extrakts die SH-Gruppe meist stärker geschwächt als die Atmungserregung.

B. Mazerationssaft. Frisch gewonnener Saft zeigt eine äusserst starke SH-Reaktion, die bei dem bestatmenden Münchener Hefesaft etwa $\frac{m}{200}$-SH beträgt. Es zeigt sich hier derselbe — nicht ganz vollständige — Parallelismus zu der Atmungsgrösse. Bei schlechter atmendem, insbesondere viel labilerem Berliner Mazerationssaft, dessen Atmung durch 24stündiges Stehen auf Eis stark zurückgeht, ist auch die SH-Reaktion geringer und ebenfalls viel weniger gut konstant. Ein besonders schlecht atmender, aus zu langsam getrockneter Kieler Hefe hergestellter Extrakt, der in der vorigen Arbeit nicht erwähnt ist, gab nur eine minimale Reaktion. Bei Ausfällung mit 85 % Alkohol geht die SH-Gruppe vollständig in den Extrakt, doch ist die Konzentration in der Aufschwemmung des Atmungspulvers etwas kleiner als im genuinen Saft, während die Atmungsgrösse ziemlich gleich geblieben ist (Versuch 82 ff.). Aus dem Pulver geht die Reaktion quantitativ in den Wasserauszug über, während der gewaschene Niederschlag völlig frei davon ist (Versuch 82, 83). Auf dem Ultrafilter wird die SH-Gruppe nur durch sehr gründliches Waschen aus dem Rück-

stand entfernt, erst in dem atmungsunwirksamen, mit 1000fach Wasser gewaschenen Rückstand ist sie nahezu verschwunden (Versuch 94, 95). Zum Teil findet sie sich im Ultrafiltrat, aber ist hier nicht nur schwächer, sondern auch unbeständiger. Dagegen ist sie in unveränderter Stärke im Mazerationskochsaft (Versuch 95—102). Die Labilität im Ultrafiltrat hängt einmal wieder zusammen mit der H-Konzentration, indem sie bei zunehmend alkalischer Reaktion immer unbeständiger wird, anderseits spielt die Abtrennung vom Eiweiss hier offenbar eine besondere Rolle; dieses „schützt" die Gruppe. Daher wird sie nach Zugabe des gewaschenen Rückstands zum Ultrafiltrat wieder beständiger. Übrigens hängt in allen Fällen die Beständigkeit der SH-Gruppe noch von der Temperatur ab und ist am grössten auf Eis. Aus den zuletzt geschilderten Gesetzmässigkeiten erklärt sich nun vollständig das eigentümliche Verhalten der SH-Reaktion bei der Ultrafiltration des wässerigen Auszugs aus Trockenpulver: Wird der Auszug aus neutralisiertem Pulver gewonnen, so ist die SH-Reaktion im Ultrafiltrat von vornherein sehr schwach und obendrein ganz unbeständig. Gibt man solches Ultrafiltrat zum gewaschenen Rückstand hinzu, so zeigt das Gemisch die Reaktion nicht mehr. Ultrafiltriert man dagegen einen Auszug aus nicht-neutralisiertem, saurem Pulver, und neutralisiert das Ultrafiltrat erst unmittelbar vor der Zugabe zum gewaschenen Rückstand, so enthält jetzt das Gemisch ziemlich beständige SH-Gruppe. Genau die gleiche Abhängigkeit von der Vorgeschichte fanden wir bei der Atmungserregung dieser Ultrafiltrate; wir haben hier einen völligen Parallelismus, mit der Annahme, dass es auf die Intaktheit der SH-Gruppe bei der Atmungserregung ankäme, auch eine Erklärung für diese Differenz der Aktivität (vgl. Versuch 104—106). Durch „Alkaliinkubation" des Ultrafiltrats und des Kochsafts und ebenso durch Erhitzen bei alkalischer Reaktion wird die SH-Gruppe zerstört; hier ist der Parallelismus mit der Atmungserregung unvollständig, denn der Kochsaft wurde durch die gleichen Einwirkungen in seiner Aktivität kaum beeinträchtigt (vgl. Versuch 115—120).

Die mangelhafteste Übereinstimmung zwischen Stärke der SH-Reaktion und Atmungserregung muss aber in der so vielfach höheren Sulfhydrilkonzentration des Mazerationssaftes und -koch-

saftes gegenüber dem Acetonhefeextrakt gesehen werden, während beide doch ungefähr gleich wirksam sind (zum Beispiel Versuch 98). Will man trotzdem in dem immerhin recht weitgehenden Zusammenstimmen keinen Zufall sehen, so lassen sich diese Tatsachen mit der Hypothese von der Bedeutung der SH-Gruppe nur durch die Annahme vereinigen, dass für die Grösse der Atmungserregung noch ein zweiter Körper in Betracht kommt, der bei einem Überschuss an Sulfhydrilgruppen zum beherrschenden Faktor der „erregten" Oxydationsgeschwindigkeit wird. Diese Annahme wird aber auch aus noch zu besprechenden Gründen wahrscheinlich.

2. Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure in Gegenwart von Acetonhefe.

Es besteht ein enormer Unterschied zwischen Umfang und Geschwindigkeit der Oxydation bei Sulfhydrilgruppen bekannter Verbindungen und der Oxydationsgrösse der Acetonhefe. Setzen wir die SH-Konzentration einer Acetonhefesuspension gleich $\frac{m}{3000}$, so erfordert der Übergang von $\frac{1}{3000}$ RSH zu $\frac{1}{6000}$ R_2S_2 $\frac{m}{12000}$ O_2 = 2,7 mg = 2 ccm. In 2 ccm Acetonhefeaufschwemmung also 4 cmm O_2. Eine derartige Suspension verbraucht aber in 3 Stunden schon etwa 200 cmm O_2, mit Methylenblau das Doppelte, und kann in den nächsten Stunden noch ebensoviel Sauerstoff aufnehmen, ohne dass die SH-Reaktion besonders abgeschwächt und ohne dass die Oxydationsgeschwindigkeit stark gesunken wäre. Anderseits haben Mathews und Walker[1]) und Thunberg[2]) festgestellt, was ich in vielfachen Nachprüfungen bestätigen konnte, dass autoxydable Thioverbindungen in schwach alkalischer Lösung so und in Anwesenheit katalytisch wirkender Metallsalze nicht mehr Sauerstoff aufnehmen, als dem Übergang zum Disulfid entspricht. Und dann ist die SH-Reaktion verschwunden! Unsere Hypothese ist nur dann überhaupt diskutabel, wenn die Sulfhydrilgruppe den Sauerstoff nicht zur Disulfidbildung verwendet, sondern auf „dysoxydable" Verbindungen der Zelle überträgt, ohne dabei selbst

1) Journ. of biol. Chemistry vol. 6 p. 299. 1909. Die Oxydation des Cystins findet erst in stark alkalischer Lösung statt. Ebenda S. 289.

2) Skandin. Arch. f. Physiol. Bd. 30 S. 285. 1913.

oxydiert zu werden. Das war schon von Heffter für die Reduktionsfähigkeit lebender Zellen vermutet worden, doch gab es keinen Beweis dafür. Eine solche Übertragung findet aber in unserem Fall in der Tat statt. Setzt man zu gewaschener, nicht atmender Acetonhefe in neutraler (oder auch schwach saurer) Lösung thioglykolsaures oder α-thiomilchsaures Na, so nimmt das System das Vielfache von dem Sauerstoff auf, der für den Übergang zum Disulfid erfordert wird. In meinen 6—8stündigen Versuchen betrug die aufgenommene Menge Sauerstoff das Fünf- bis Sechsfache der bei katalytischer Oxydation gleicher SH-Menge erforderten bzw. berechneten.

Bei der katalytischen bzw. spontanen Oxydation der Thioglykolsäure in schwach alkalischer Lösung blieb die aufgenommene Sauerstoffmenge bis zum Verschwinden der SH-Reaktion 20% hinter der berechneten zurück, offenbar weil das Kahlbaum'sche Präparat schon Disulfid enthielt. Kleiner war die Differenz bei α-Thiomilchsäure. Die Stammlösungen, meist $\frac{m}{20}$, wurden durch Abwiegen der Säure und Neutralisation mit $\frac{n}{10}$-NaOH bis zum Umschlagspunkt von Neutralrot (ziegelrot) hergestellt. Waren die Stammlösungen schon einige Tage alt, so konnte die aufgenommene Sauerstoffmenge noch etwas kleiner sein wegen vorher gegangener geringer Spontanoxydation (vgl. dazu das weiter Folgende). Es ist daher richtig, die in Gegenwart der Acetonhefe aufgenommene Sauerstoffmenge nicht mit der für die Disulfidbildung berechneten, sondern jeweils bestimmten zu vergleichen. Übrigens waren alle Abmessungen nur auf etwa 10% genau. Da die katalytische Oxydation mit $MnCl_2$, die von Thunberg entdeckt und von mir zum Vergleich der maximalen Sauerstoffaufnahme meist benutzt wurde, sehr rasch verläuft, durfte der Katalysator natürlich nicht vor Schluss der Manometerhähne zur Thiosäure zugesetzt werden. Es wurden daher die sonst zur Kohlensäurebestimmung dienenden Atmungsgläschen benutzt, die $MnCl_2$-Lösung in den Anhang gefüllt und nach Schluss des Manometerhahns vorsichtig umgekippt, ohne dass die KOH des Einsatzes auslaufen konnte. (Diese KOH-Füllung des Einsatzes ist zur Absorption von Kohlensäure, die beim Zusammenfliessen der $MnCl_2$-Lösung mit der Thiosäurelösung freigesetzt werden könnte, erforderlich.)

Tabelle I.

Verbrauch in Kubikmillimetern Sauerstoff durch Acetonhefesuspensionen (stets 2 ccm 1 : 10 in Wasser).

	Ungewaschene Acetonhefe	Gewaschene Acetonhefe		O_2-Verbrauch bei katalytischer Oxydation bestimmt		Vielfaches: $\frac{\text{gewasch. Ac.} : O_2}{\text{katalyt.} : O_2}$	Zeit des Acetonhefeversuchs
	cmm O_2		cmm O_2		cmm O_2		
1.	Ohne Zusatz . .	**202**	Ohne Zusatz	**12**	—	—	—	5 h 20′
			+ 0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thioglykolsäure	**143**	0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thioglykolsäure .	**44**	3	5 h 20′
2.	Ohne Zusatz . .	**118**	Ohne Zusatz	**0**	—	—	—	3 h 30′
			+ 1,5 % i-Butylurethan + 0,4 $\left(<\frac{m}{40}\right)$ Thioglykolsäure	**175**	0,4 $\left(<\frac{m}{40}\right)$ Thioglykolsäure .	**44**	4	6 h
3.	+ Phenylurethan gesättigt	**206**	Ohne Zusatz	**20**	—	—	—	7 h 40′
			+ Phenylurethan gesättigt + 0,4 $\left(<\frac{m}{40}\right)$ Thioglykolsäure	**234**	0,4 $\left(<\frac{m}{40}\right)$ Thioglykolsäure .	**42**	5	7 h 40′
4.	+ Phenylurethan gesättigt	**72**	+ Phenylurethan gesättigt . .	**0**	—	—	—	4 h
			+ Phenylurethan gesättigt + 0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thiomilchsäure.	**131**	0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thiomilchsäure . .	**54**	2½	4 h
5.	+ Phenylurethan gesättigt	**117**	+ Phenylurethan gesättigt . .	**13**	—	—	—	7 h
			+ Phenylurethan gesättigt + 0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thioglykolsäure	**217**	0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thioglykolsäure .	**34**	6	7 h
			+ Phenylurethan gesättigt + 0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thiomilchsäure.	**182**	0,2 $\left(<\frac{m}{20}\right)$ Thiomilchsäure . .	**54**	3	7 h

Wenn die Acetonhefeversuche nach den angegebenen Zeiten abgebrochen wurden, so war, wie die chemische Probe ergab, die SH-Konzentration der Thioglykol- oder α-Thiomilchsäure zwar stets erheblich gesunken, auch war die Oxydationsgeschwindigkeit zurückgegangen, aber die Gruppe war durchaus noch nicht völlig oxydiert und das Vermögen zur Sauerstoffübertragung nicht erschöpft. Blieben die Atmungsgefässe über Nacht ohne Schüttelung im Thermostaten hängen, so konnten noch weiterhin 100—150 cmm Sauerstoff aufgenommen werden. Wenn aber die chemische Probe das Verschwundensein der SH-Gruppe anzeigte, so hatte auch die Fähigkeit zur weiteren Sauerstoffaufnahme in Gegenwart gewaschener Acetonhefe aufgehört.

Diese Sauerstoffaufnahme ist nun gewiss nicht mit der normalen Oxydation der Acetonhefe identisch, aber sie zeigt doch manche verwandte Züge und ist auch für sich eine interessante Reaktion, so dass darüber noch folgende Angaben gemacht seien:

Von den untersuchten autoxydabeln Thioverbindungen sind nur die beiden genannten dafür brauchbar. Cystein und ebenso Äthylmerkaptan nehmen in Anwesenheit von Acetonhefe nicht mehr und nicht schneller Sauerstoff auf als auch sonst, bei gleicher $H^{\cdot}$-Konzentration, also nur zur Disulfidbildung. β-Thiomilchsäure zeigt in Anwesenheit von Acetonhefe nur eine äusserst langsame Sauerstoffaufnahme, wie sie auch für sich am schwächsten autoxydabel ist.

Wässerige Lösungen von Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure sind bei der C_H 10^{-6}—10^{-7}, bei der sie das Maximum von Sauerstoff auf gewaschene Acetonhefe übertragen, für sich tage- und selbst wochenlang an der Luft fast ganz beständig, selbst in Anwesenheit von Metallsalz wie $MnCl_2$. Der scheinbare Widerspruch mit den Experimenten Thunberg's, der die rasche Spontanoxydation dieser Verbindungen an der Luft und den enorm beschleunigenden Einfluss von $MnCl_2$ auf sie studiert hat — $^1/_{1000000}$ m $MnCl_2$ vervierfacht die Oxydationsgeschwindigkeit von Thioglykolsäure —, erklärt sich so, dass dieser Forscher die Sauerstoffaufnahme ausschliesslich bei schwach alkalischer Reaktion bestimmt hat (Phenolphthalein eben schwach rosa). In der Tat: bei der geringsten Verschiebung der Reaktion nach der alkalischen Seite beginnt die Spontanoxydation dieser Verbindungen

und nimmt mit steigender Alkalinität rasch zu; und erst dann übt auch $MnCl_2$ seinen enorm beschleunigenden Einfluss aus. Daher hing auch die Beständigkeit der „Stammlösungen“ nur davon ab, ob dieselben keine Spur zu weit neutralisiert waren.

Die Abhängigkeit der Oxydationsgeschwindigkeit von der Reaktion in An- und Abwesenheit von $MnCl_2$ ist am besten aus den beiden Figuren zu ersehen, die je einen Versuch wiedergeben. Die konstante Reaktion wurde durch Boratgemische (Sörensen) hergestellt = 7,6, 8,7, 9,7. In jedes Atmungsgläschen wurde

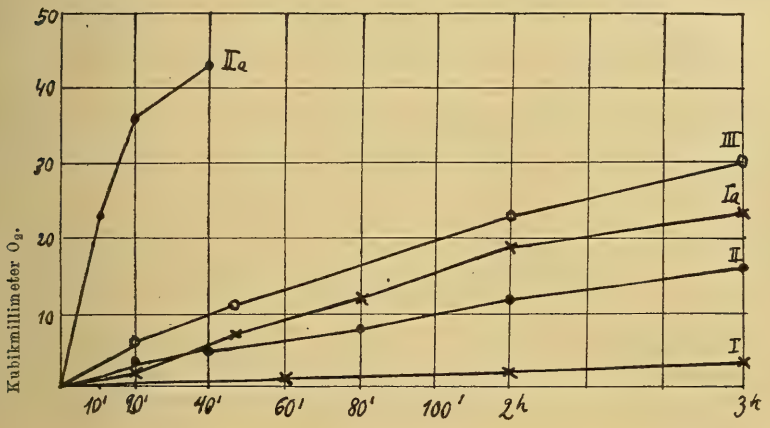


Fig. 1.

× $I = p_H$ 7,5, $Ia = p_H$ 7,5 + $MnCl_2$.
• $II = p_H$ 8,5, $IIa = p_H$ 8,5 + $MnCl_2$.
○ $III = p_H$ 9,5.

1 ccm hiervon gefüllt, dazu 0,4 ccm $\frac{m}{40}$ thioglykolsaures Na, dessen theoretische Gesamtaufnahme an Sauerstoff 56 cmm betragen würde, aber in Wirklichkeit wie angegeben, mindestens 20 % weniger betrug, im ersten Beispiel 44 cmm, im zweiten 40 cmm. Zu der Hälfte der Versuche wurde dann noch 0,6 ccm dest. Wasser gegeben, zur anderen Hälfte in die Anhänge der Atmungsgläschen 0,6 ccm einer 0,0002 m $MnCl_2$-Lösung, und diese erst nach Schluss der Manometerhähne in die Thioglykolsäure umgekippt.

Gleichzeitig wurde festgestellt, dass die wässerige, genau neutrale Lösung von $\frac{m}{40}$ thioglykolsaurem Na mit der gleichen Menge $MnCl_2$ in 16 Stunden keinen Millimeter Sauerstoff aufnahm. —

Genau ebenso verhält sich α-Thiomilchsäure, nur ist bei gleicher Reaktion mit und ohne Katalysator die Oxydationsgeschwindigkeit stets langsamer als bei Thioglykolsäure. So war zum Beispiel 0,4 ccm einer $\frac{m}{20}$-Lösung + 1,6 ccm Phosphat- bzw. Boratgemisch (ohne Katalysator), in 2 Stunden bei $p_H = 9$ zur Hälfte umgesetzt, bei $p_H = 7$ und 8 noch gar nicht oxydiert. Endlich zeigen sich dieselben Gesetzmässigkeiten auch bei β-Thiomilchsäure, nur ist hier die Oxydation noch langsamer. Eine

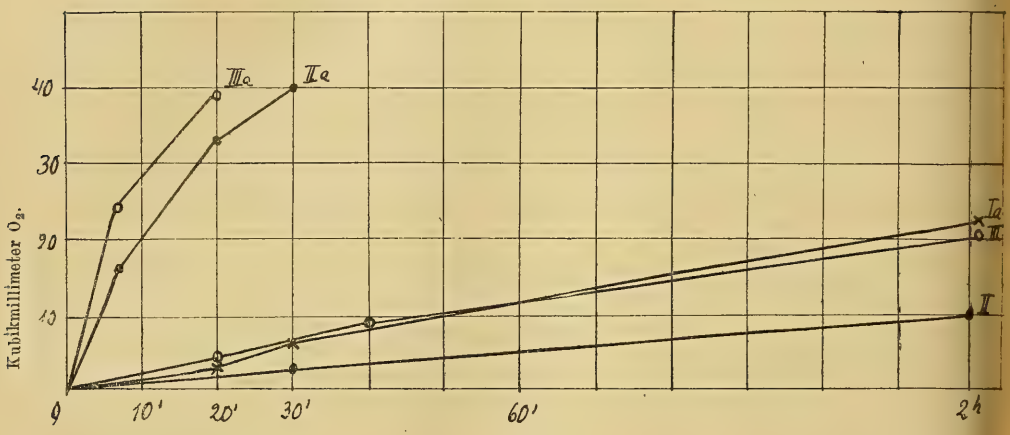


Fig. 2.

× $Ia = p_H$ 7,5 + $MnCl_2$.
• $II = p_H$ 8,5, $IIa = p_H$ 8,5 + $MnCl_2$.
⊙ $III = p_H$ 9,5, $IIIa = p_H$ 9,5 + $MnCl_2$.

Lösung von 0,2 ccm $\frac{m}{20}$ auf 2 ccm Flüssigkeit wird bei $p_H = 9$ in 3 Stunden ohne Katalysator etwa zu einem Fünftel oxydiert, mit 0,6 ccm 0,0002 m $MnCl_2$ nur etwa doppelt so schnell; auch der $MnCl_2$-Einfluss ist hier also geringer.

Auf Grund dieser Feststellungen über die Spontanoxydation der Thioglykolsäure — die als leichtest autoxydable uns als Paradigma dient — verstehen wir die folgende Eigentümlichkeit: Setzen wir 0,2 ccm $\frac{m}{20}$ thioglykolsaures Na zu 2 ccm gewaschene Acetonhefe, dass eine Mal bei genau neutraler Reaktion, das zweite Mal bei schwach alkalischer, so geht im ersten Fall die Sauerstoffaufnahme stundenlang fort unter geringem Nach-

lassen der Geschwindigkeit; im zweiten aber, wo sie anfangs etwa ebenso rasch verläuft, hört sie alsbald auf, nachdem wenig mehr Sauerstoff aufgenommen ist, als zur Disulfidbildung erfordert wird. Nach Aufhören des Versuches fällt die SH-Reaktion im ersten Fall trotz beträchtlich grösserer Sauerstoffaufnahme positiv aus, im zweiten negativ: Durch Alkali ist also die Thioglykolsäure oxydiert und durch ihre oxydative Zer-

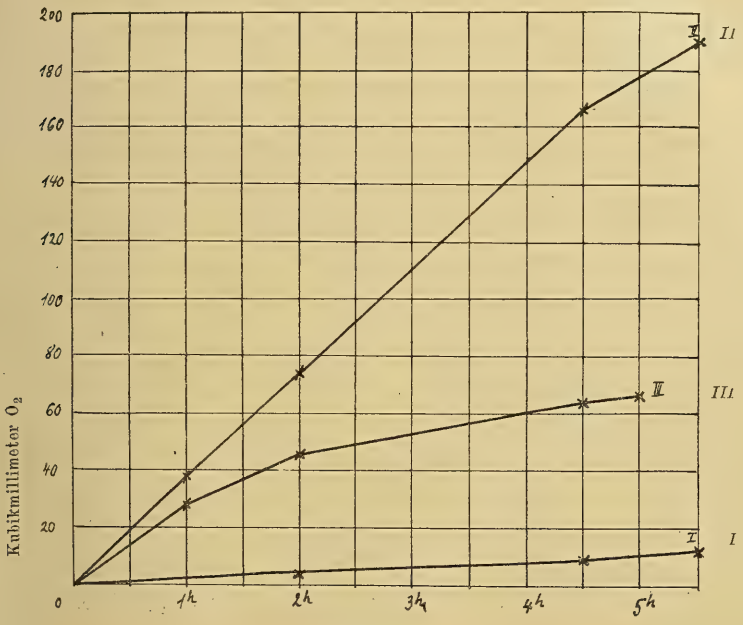


Fig. 3.

I = Ohne Zusatz, *II* = Thioglykolsäure neutr., *III* = Thioglykolsäure alk.

störung die Sauerstoffübertragung unmöglich geworden. Hierbei sei an die weitgehende Analogie zu dem Verhalten der SH-Reaktion des Extraktes und der Atmungserregung durch ihn erinnert, wie es sich bei verschiedener Reaktion und nach „Alkaliinkubation" ergab.

Ein solcher Versuch ist auf Fig. 3 abgebildet:

In 5½ Stunden betrug die Sauerstoffzehrung von (*I*) **1** ccm gewaschene Acetonhefe + **1** ccm dest. Wasser[1]): **12** cmm O_2.

1) In allen Fällen wurde mit Phenylurethan gesättigt.

(*II*) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,6 ccm dest. Wasser + 0,4 ccm $\left(\frac{m}{40}\right)$ thioglykolsaures Na (Lösung gegen Neutralrot rot) **189** cmm O_2; die Sauerstoffaufnahme war aber noch nicht beendet. In den folgenden 2 Stunden wurden weitere 45 cmm O_2 aufgenommen.

(*III*) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,4 ccm $\left(\frac{m}{40}\right)$ thioglykolsaures Na + 0,3 $\left(\frac{n}{10}\right)$ NaOH + 0,3 ccm dest. Wasser (Phenolphthalein schwach rosa) in 5 Stunden **64** cmm O_2; die letzte halbe Stunde ist nur noch ebenso viel O_2 verbraucht wie in der Kontrolle. Die SH-Probe fällt negativ aus.

Durch die Thioglykolsäure ist also in *II* 189 — 12 (Kontrolle) = **177** cmm O_2 aufgenommen, in *III* 64 — 10 = 54 cmm O_2, während bei katalytischer Oxydation von der gleichen Menge Thioglykolsäure 42 cmm O_2 verbraucht wurden. Ebenso verliefen Wiederholungen des Versuches.

Der Übergang zum Disulfid stellt also gleichsam den Verbrauch des „Oxydationskatalysators" vor. Dieser vollzieht sich rasch in alkalischer, sehr langsam in neutraler und übrigens noch langsamer in schwach saurer Lösung. Dagegen findet die Sauerstoffübertragung selbst wahrscheinlich nicht unter einfachem Übergang zum Disulfid statt. Denn die Zugabe der entsprechenden Disulfide: Dithiodiglykolsäure und α-Dithiodilactylsäure zu gewaschener Acetonhefe bewirkt keine Sauerstoffaufnahme. Um dies festzustellen, wurden Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure in alkalischer Lösung mit $MnCl_2$ oxydiert und dann die neutralisierten Lösungen zu gewaschener Acetonhefe hinzugefügt.

Wie weit erklärt nun die Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure die Atmungserregung des Extrakts, und wie weit lässt sie sich ihrerseits erklären oder doch mit anderen Arten der Sauerstoffaufnahme der Thiosäuren in Verbindung bringen? Zwischen der Rolle des Extrakts und der Thioglykolsäure gegenüber gewaschener Acetonhefe finden sich beträchtliche Unterschiede, die eine direkte Gleichsetzung beider Vorgänge nicht gestatten. Zunächst gehört die SH-Gruppe im Extrakt natürlich keiner der beiden hier studierten Säuren an, diese werden zum Beispiel nicht durch Alkohol gefällt. Anderseits beschleunigt $MnCl_2$ die Oxydation der SH-Gruppe des alkalisch gemachten Extrakts nicht usw. Ferner bedarf es einer zum mindesten zehnfach höheren SH-Konzenration, um mit Thioglykolsäure eine Oxydation gewaschener Acetonhefe von annähernd gleicher Geschwindigkeit zu erzielen wie mit Extrakt, dessen

SH-Gehalt gleich $\frac{m}{2000} - \frac{m}{3000}$ gesetzt ist. Die prinzipiellste Differenz beider Vorgänge ist aber darin zu sehen, dass die Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure von dem „Atmungsenzym" der Acetonhefe unabhängig ist. Wird die gewaschene Acetonhefe im kochenden Wasserbad erhitzt, so ist die Sauerstoffaufnahme mit Thioglykolsäure zwar manchmal etwas verlangsamt, aber doch nicht wesentlich geändert. Ebenso wird sie auch durch Urethane nicht gehemmt, ja öfters sogar beschleunigt. Endlich steigert Methylenblau nicht die Oxydationsgeschwindigkeit, sondern setzt sie sogar herab. Offenbar handelt es sich nach allem hier um eine direkte (chemische) Übertragung des Sauerstoffs auf die Hefesubstanz. Es ist daher nicht verwunderlich, dass der gewaschene Ultrafiltrationsrückstand von Mazerationssaft nicht zur Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure Anlass gibt.

Welche Umstände bedingen die Oxydationsgeschwindigkeit im System Acetonhefe + Thiosäure? Über diese Frage kann ich leider trotz recht zahlreicher diesbezüglicher Versuche nur ungenügend Auskunft geben. Bei Benutzung der Thioglykolsäure ergibt sich in verschiedenen Versuchen wenigstens immer die gleiche Grössenordnung der Geschwindigkeit unter sonst nicht erkennbar veränderten Bedingungen, bei α-Thiomilchsäure ist die Sauerstoffaufnahme meist langsamer, aber in den einzelnen Versuchen ausserordentlich wechselnd. Hier scheinen kleine Unterschiede der Reaktion eine Rolle zu spielen: bei α-Thiomilchsäure war die Oxydationsgrösse bei nicht-neutralisierter (saurer) Azetonhefe sehr vermehrt, bei Thioglykolsäure ergab sich kein erheblicher Unterschied. Durch verschiedene Zusätze, Urethane, Alkohol, Salze wird die Geschwindigkeit in unregelmässiger Weise beeinflusst, in der Regel durch Phenylurethan und i-Butylurethan vermehrt. Trotzdem lässt sich so viel sagen, dass unter sonst möglichst gleichen Umständen die Geschwindigkeit einigermassen der Konzentration der Acetonhefe und der Thioglykolsäure proportional ist. (Die α-Thiomilchsäure-Oxydation ist zu schwankend für derartige Feststellungen.) Für diese seien folgende beiden Beispiele gegeben:

1. In 5 h 30′ Kubikmillimeter Sauerstoff verbraucht von
a) 1 ccm gewaschener Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser . **12**
b) 1 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,4 ccm $\frac{m}{40}$-Thioglykolsäure + 0,6 ccm dest. Wasser + Phenylurethan gesättigt **189**

c) 1 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,2 ccm $\frac{m}{40}$-Thioglykolsäure + 0,8 ccm dest. Wasser + Phenylurethan gesättigt **91**

d) 0,5 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,4 ccm $\frac{m}{40}$-Thioglykolsäure + 1,1 ccm dest. Wasser + Phenylurethan gesättigt . . . . . **106.**

2. In 2 h 45′ Kubikmillimeter Sauerstoff verbraucht von

a) 1 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,5 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm 5 %igem i-Butylurethan **0**

b) 1 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,5 ccm 5 %igem i-Butylurethan + 0,3 ccm dest. Wasser **91**

c) 0,4 ccm gewaschener Acetonhefe + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,5 ccm 5 %igem i-Butylurethan + 0,9 ccm dest. Wasser . . . . . **63.**

Infolge der geschilderten Schwankungen ist auch das Verhalten der Thioglykolsäure gegenüber ungewaschener Acetonhefe nicht besonders beweisend. Die ungewaschene Hefe zeigt ja eine eigene Sauerstoffzehrung. Wird diese nun um denselben Betrag vermehrt, wie der O_2-Übertragung durch Thioglykolsäure entspricht? In der Regel findet sich hier ein Mehrverbrauch an Sauerstoff, der im Verlauf von 6—8 Stunden die zur Disulfidbildung erforderte Sauerstoffmenge weit übertreffen kann, doch bleibt dieser Mehrverbrauch stets erheblich hinter der in gleicher Zeit von gewaschener Hefe + Thioglykolsäure aufgenommenen Sauerstoffmenge zurück; manchmal bleibt er auch ganz aus.

In dem obigen Versuch 1 ergab sich zum Beispiel in 5 h 30′ für

1,6 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,4 ccm dest. Wasser + Phenylurethan gesättigt . . . . . **180** cmm O_2

1,6 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,4 ccm $\frac{m}{40}$-Thioglykolsäure + Phenylurethan gesättigt . . . . **272** „ O_2.

Katalytisch wurden von derselben Menge Thioglykolsäure aufgenommen. **42** „ O_2

Wenn die Sauerstoffübertragung der Thioglykolsäure auf gewaschene Acetonhefe ein chemischer, durch Fermenttätigkeit nicht beeinflusster Vorgang ist, der wohl demonstriert, wie die SH-

Gruppe des Extrakts wirken könnte, aber doch mit dieser Wirksamkeit nicht identisch ist, so müssen wir uns anderseits fragen, ob denn vielleicht auch in Gegenwart anderer Zellsubstanzen, etwa Eiweisskörper, eine solche Sauerstoffübertragung durch Thioglykolsäure stattfinden kann. Ich habe verschiedene Eiweisslösungen geprüft, eine Übertragung von annähernd ähnlichem Umfang nicht gefunden, aber doch auch in bestimmten Fällen eine Mehraufnahme von Sauerstoff gegenüber der katalytisch verbrauchten Sauerstoffmenge. Ein genauer studiertes Modell ist: Bouillon + Thioglykolsäure. Dies System nimmt 30—50 % mehr Sauerstoff auf als bei gleichzeitiger (katalytischer) Autoxydation zur Disulfidbildung benötigt wird. Der Vorgang unterscheidet sich auch darin prinzipiell von dieser Spontanoxydation, dass er in neutraler und schwach saurer Lösung ebenso schnell verläuft wie in alkalischer. Dieser Oxydationsprozess hängt daher auch nicht von der etwaigen Anwesenheit von Metallsalzen in der Bouillon ab. — Da die Reaktion ziemlich rasch bis zum völligen Verschwinden der SH-Gruppe vor sich geht, wurde für genauere Versuche wie bei der katalytischen

Tabelle II.

Thioglykolsäuremenge	Katalytische Oxydation	cmm O_2	Bouillon-Oxydation	cmm O_2	Mehrverbrauch %
1. 0,4 ccm $< \frac{m}{40}$	+ 0,6 ccm Boratgemisch (p_H : 8,7) + 0,3 ccm i-Butylurethan 4 % | 0,5 ccm $MnCl_2$ 0,0002 m umgekippt	42	+ 0,3 ccm dest. Wasser + 0,3 ccm i-Butylurethan 4 % | 0,8 ccm Bouillon neutr. umgekippt	62	50
2. 0,4 ccm $< \frac{m}{40}$	+ 0,7 ccm Boratgemisch (p_H : 9,2) + 0,4 ccm i-Butylurethan 4 % | 0,5 ccm $MnCl_2$ 0,0002 m umgekippt	40	+ 0,7 ccm dest. Wasser | 0,7 ccm Bouillon neutr. umgekippt	54	35
3. 0,4 ccm $< \frac{m}{40}$	+ 1 ccm Boratgemisch (p_H : 9,2) | 0,7 ccm $MnCl_2$ 0,0002 m umgekippt	41	+ 1 ccm dest. Wasser | 0,7 ccm Bouillon alkal. (p_H : 9,2) umgekippt	51	25
4. 0,5 ccm $< \frac{m}{20}$	+ 0,8 ccm Boratgemisch (p_H : 8,7) + 0,2 ccm dest. Wasser | 0,5 ccm $MnCl_2$ 0,00005 m umgekippt	92	+ 0,9 ccm dest. Wasser | 0,6 ccm Bouillon neutr. umgekippt	122	30

Oxydation verfahren, die Bouillon in den Anhang der Atmungsgefässe gegeben und erst nach Schluss der Manometerhähne in die Thioglykolsäure umgekippt. 0,2—0,4 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure in etwa 1,5 ccm werden mit 0,5—1,0 ccm Bouillon in ca. 2 Stunden völlig oxydiert.

Es wurde u. a. untersucht, wie sich die verschiedenen Systeme gegen Blausäure verhalten. Von Mathews und Walker war eine sehr hohe Giftigkeit der Blausäure für die Spontanoxydation des Cysteins auch in Abwesenheit von Metallsalzkatalysator festgestellt, $\frac{n}{10000}$ verzögert etwa 50%. Demgegenüber musste die Unwirksamkeit der Blausäure auf die Acetonhefeatmung auffallen, falls bei dieser der SH-Gruppe eine Bedeutung zukommen sollte. In der Tat verhalten sich die einzelnen studierten Oxydationssysteme gegen Blausäure ganz verschieden. Das System: gewaschene Acetonhefe + Thioglykolsäure ist völlig unempfindlich noch gegenüber $\frac{n}{200}$ KCN; ebenso unempfindlich ist die katalytische Oxydation mit $MnCl_2$, bei der Spontanoxydation ohne Katalysator in alkalischer Lösung verzögert $\frac{n}{200}$ KCN etwa 50%; beträchtlich ist dagegen die Blausäurehemmung im System Bouillon + Thioglykolsäure (oder α-Thiomilchsäure): $\frac{n}{1000}$ KCN hemmt hier gut 60%, $\frac{n}{200}$ fast komplett. Zum Vergleich gebe ich den Sauerstoffverbrauch in Zeiten, in denen die Kontrolle etwa zur Hälfte oxydiert ist.

I. Thioglykolsäure und gewaschene Acetonhefe.

1. In 3 Stunden Kubikmillimeter Sauerstoff:

1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser	4 cmm O_2
1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,3 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,7 ccm dest. Wasser	89 „ O_2
1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,3 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,5 ccm $\frac{n}{100}$-KCN + 0,2 ccm dest. Wasser (= $\frac{n}{400}$-KCN)	95 „ O_2

2. In 4 Stunden Kubikmillimeter Sauerstoff:

1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm dest. Wasser **3** cmm O_2

1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,3 ccm $\frac{m}{30}$-Thioglykolsäure + 0,7 ccm dest. Wasser . . . . **56** „ O_2

1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,3 ccm $\frac{m}{30}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm $\frac{n}{20}$-KCN + 0,5 ccm dest. Wasser (= $\frac{n}{200}$-KCN) . . . . . **55** „ O_2.

II. Thioglykolsäure alkalisch + $MnCl_2$.

1. In 50 Minuten (Gesamtumsatz 90 cmm O_2):

1,3 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm 0,000 05 m $MnCl_2$ + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm dest. Wasser . . . . . **52** cmm O_2

1,3 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm 0,000 05 m $MnCl_2$ + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm $\frac{n}{100}$-KCN (= $\frac{n}{1000}$ KCN) . . . . . **52** „ O_2.

2. In 15 Minuten (Gesammtumsatz etwa 45 cmm O_2):

1,2 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm 0,0002 m $MnCl_2$ + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,1 ccm. dest. Wasser . . . . . **23** „ O_2

1,2 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm 0,0002 m $MnCl_2$ + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,1 ccm $\frac{n}{10}$-KCN (= $\frac{n}{200}$ KCN) . . . . . **25** „ O_2.

III. Thioglykolsäure und Thiomilchsäure, alkalisch.

1. In 1 Stunde 50 Minuten (Gesamtumsatz etwa 90 cmm O_2):

1,3 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm dest. Wasser. . . . . **40** cmm O_2

1,3 ccm Borat (p_H : 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm $\frac{n}{10}$-KCN (= $\frac{n}{1000}$ KCN) . . . . **44** „ O_2

2. In 1 Stunde 20 Minuten (Gesamtumsatz etwa 45 cmm O_2), Hemmung 50 %:

1,7 ccm Borat (p_H: 9,2) + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,1 ccm dest. Wasser . . . . . **21** cmm O_2

1,7 ccm Borat (p_H: 9,2) + 0,2 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,1 ccm $\frac{n}{10}$-KCN (= $\frac{n}{200}$-KCN) . . . . . **11** „ O_2.

3. In 2 Stunden 40 Minuten (Gesamtumsatz 107 cmm O_2), Hemmung 50 %:

1,3 ccm Borat (p_H: 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm dest. Wasser. . . . . **43** cmm O_2

1,3 ccm Borat (p_H: 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,2 ccm $\frac{n}{20}$-KCN (= $\frac{n}{200}$-KCN). . . . . **21** „ O_2.

4. In 17 Stunden (Gesamtumsatz etwa 120 ccm O_2):

1,3 ccm Borat (p_H: 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,2 ccm dest. Wasser . . . . . **76** cmm O_2

1,3 ccm Borat (p_H: 8,7) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,2 ccm $\frac{n}{100}$-KCN (= $\frac{n}{1000}$-KCN) . . . . **71** „ O_2.

5. In 3 Stunden 40 Minuten (Gesamtumsatz etwa 120 cmm O_2), Hemmung 35 %:

1,4 ccm Borat (p_H: 9,3) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,1 ccm dest. Wasser . . . . . **69** cmm O_2

1,4 ccm Borat (p_H: 9,3) + 0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,1 ccm $\frac{n}{10}$-KCN (= $\frac{n}{200}$-KCN) . . . . . **46** „ O_2.

IV. Thioglykolsäure und Thiomilchsäure mit Bouillon.

1. In 50 Minuten (Gesamtumsatz 122 cmm O_2), Hemmung 65 %:

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,6 ccm Bouillon . . . . . **59** cmm O_2

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,2 ccm $\frac{n}{100}$-KCN (= $\frac{n}{1000}$-KCN) + 0,6 ccm Bouillon) . . . . . **22** cmm O_2.

2. In 2 Stunden (Gesamtumsatz 136 cmm O_2), Hemmung 90 %:

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,6 ccm Bouillon . . . . . **113** cmm O_2

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,2 ccm $\frac{n}{20}$-KCN + 0,6 ccm Bouillon (= $\frac{n}{200}$-KCN) **17** „ O_2.

3. In 1 Stunde 10 Minuten (Gesamtumsatz 110 ccm O_2), Hemmung 100 %.

0,5 ccm $\langle \frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,6 ccm Bouillon . . . . . **73** cmm O_2

0,5 ccm $\langle \frac{m}{20}$-Thioglykolsäure + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,2 ccm $\frac{n}{20}$-KCN + 0,6 ccm Bouillon (= $\frac{n}{200}$-KCN) **1** „ O_2

4. In 1 Stunde 10 Minuten (Gesamtumsatz 121 ccm O_2), Hemmung 80 %.

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,8 ccm dest. Wasser + 0,6 ccm Bouillon . . . . . **42** cmm O_2

0,5 ccm $\frac{m}{20}$-Thiomilchsäure + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm $\frac{n}{10}$-KCN + 0,6 ccm Bouillon (= $\frac{n}{200}$-KCN) **8** „ O_2.

Ausser $MnCl_2$ wurde öfters $FeCl_3$ als Katalysator benutzt. Dies beschleunigt aber die Autoxydation nur sehr wenig (nach Thunberg von 0,0001 m an, in meinen Versuchen noch schwächer). KCN hemmte fast gar nicht, höchstens wie bei der Autoxydation ohne Zusatz in alkalischer Lösung.

Das gegensätzliche Verhalten von Cystein und den beiden Thiosäuren gegenüber Fesalz und $MnCl_2$–$FeCl_3$ beschleunigt enorm die Spontanoxydation des Cysteins, ist schwach wirksam gegenüber Thioglykolsäure; $MnCl_2$ beschleunigt enorm die Thioglykolsäureoxydation, ist unwirksam gegenüber Cystein, — liess mich öfters versuchen, ob im Acetonhefeextrakt, der alkalisch gemacht

ist, $FeCl_3$ oder $MnCl_2$ das Verschwinden der SH-Reaktion bei „Inkubation“ im Thermostaten beschleunigt oder die Eigenoxydation des alkalischen Extraktes (ohne Acetonhefe) vermehrt, um daraus einen Rückschluss auf die Art der Thioverbindung des Extrakts zu ziehen. Die Ergebnisse waren aber ganz negativ: Beide Salze beschleunigen in 0,00005 molarer Konzentration weder das Verschwinden der SH-Reaktion noch die Eigenoxydation im alkalischen Extrakt.

Drittes Kapitel.

Die Atmungserregung durch Hexosephosphat.

Das Natriumhexosephosphat ist die einzige Substanz, die ich bisher gefunden habe, die imstande ist, die Atmung gewaschener Acetonhefe und des Ultrafiltrationsrückstands von Mazerationssaft in der typischen Weise zu erregen, wie es durch Extrakt, Kochsaft oder Ultrafiltrat geschieht. Mit dem einzigen Unterschied, dass selbst bei 0,3—1 % Hexosephosphatzusatz die Atmung nur einen Bruchteil der durch Extrakt erregten beträgt, stimmen diese beiden in allen bisher untersuchten Eigenschaften fast ganz überein. Nicht nur, dass sich hier gewaschener Rückstand von Mazerationssaft und gewaschene Acetonhefe gleich verhalten, ist auch die Atmungserregung an die Unversehrtheit des Enzyms gebunden: Auf erhitzte Acetonhefe bzw. Rückstand ist Hexosephosphat ohne Wirkung. Besonders deutlich zeigt sich die enzymatische Natur der durch Hexosephosphat erregten Atmung darin, dass diese durch Urethane annähernd ebenso gehemmt wird wie die Ausgangsatmung. Endlich wird die durch Hexosephosphat erregte Atmung durch Methylenblau um das Mehrfache gesteigert, dementsprechend wird Methylenblau von dem System gewaschener Rückstand + Hexosephosphat stark reduziert. All dies legt natürlich die Annahme nahe, dass letzten Endes die Atmungserregung der Extrakte auf darin enthaltenem Hexosephosphat beruht, nur müsste es sich ja dabei um unvergoren gebliebene Spuren handeln, und ein weiterer Umstand müsste für den starken Wirksamkeitsunterschied verantwortlich sein. Dieser könnte in der Richtung der im vorigen Kapitel erörterten Sauerstoffübertragung durch

SH-Gruppen liegen. Unter Berücksichtigung der allerdings viel schwächeren Wirksamkeit anderer organischer Phosphorsäureverbindungen und der nur teilweisen Fällbarkeit des Atmungskörpers mit Bleiacetat ergibt sich jedoch noch eine andere Möglichkeit: Der Atmungskörper könnte mit dem Koferment der Gärung identisch sein und dieses, wie schon von anderer Seite vermutet wurde, eine dem Hexosephosphat nahestehende organische Phosphorsäureverbindung sein. Doch sei hier auf die Ausmalung bestimmter Hypothesen verzichtet, da dafür das Versuchsmaterial noch sehr erweitert werden muss.

Geschieht die Atmungserregung durch das Hexosephosphat selbst oder durch den Zucker, der durch die Tätigkeit der Phosphatase hieraus abgespaltet wird?

Diese Frage ist noch nicht völlig geklärt, doch ist das letztere wahrscheinlich aus folgenden Gründen: 1. Die durch Hexosephosphat im Ultrafiltrationsrückstand erregte Atmung steigt in den ersten Stunden — auch bei Zusatz von Phenylurethan — stets ein wenig an, während die Atmung des Mazerationssafts selbst, besonders aus der für diese Versuche benutzten ziemlich schlecht wirksamen Hefedarstellung, in gleicher Zeit erheblich abfällt. Ähnliches beobachtet man auch bei Hexosephosphatzusatz zu nicht filtriertem Saft. 2. Nach Harden und Young[1]) verhält sich der durch die Phosphatase abgespaltene Zucker chemisch wie Fruktose: er gibt neben dem typischen Osazon die Seliwanoff'sche Ketosenreaktion mit Resorcin und Salzsäure. Nun zeigt aber Fruktose gegenüber dem gewaschenen Rückstand im Gegensatz zu Glukose und Galaktose ein eigentümliches Verhalten: während diese in Abwesenheit von Phosphat die Atmung gar nicht erregen, gibt schon der Zusatz gereinigter Fruktose (Mercks Lävulose puriss. cristall.) zum Rückstand eine regelmässige, allerdings sehr unbeträchtliche Sauerstoffzehrung in den ersten 1—2 Stunden, die dann völlig sistiert. Durch nicht gereinigte Fruktose (Kahlbaums „käufliche" Lävulose) wird aber der Rückstand in der gleichen Zeit sehr beträchtlich aktiviert, anfangs mehr als doppelt so stark wie durch Hexosephosphat von gleicher Konzentration. Auch diese Atmungserregung, die im übrigen alle Eigenschaften

1) Harden and Young, Proc. Roy. Soc. Ser. B vol. 82 p. 326. 1910.

echter Atmungsaktivierung besitzt — Steigerung durch Methylenblau, Aufheben durch Erhitzen des Rückstands und Urethan —, lässt dann aber in den folgenden Stunden rasch bis zum völligen Verschwinden nach. (Einzelheiten s. später.)

Zur Herstellung der Stammlösung von hexosephosphorsaurem Natrium wurde in der Regel 4 % Calciumhexosephosphat (Euler) von der Formel $C_6H_{10}O_4[(PO_4)Ca]_2$ mit der entsprechenden Menge Natriumoxalat geschüttelt (0,4 g auf 0,8 g Ca-Salz), nach 3 bis 6 Stunden die hellgelbe Lösung abfiltriert. Wie einige orientierende Zuckerbestimmungen ergaben (Säurespaltung in der Hitze, Bertrand-Titration), wird so mindestens die Hälfte umgesetzt. Die Konzentrationen sind daher im folgenden gleich der Hälfte der benutzten Ca-Salzkonzentration angenommen. Die gewöhnliche Stammlösung ist dann 0,05 m.

Wegen Mangels an Acetonhefe und der Unmöglichkeit, die zu ihrer Herstellung erforderlichen Chemikalien zu beschaffen, konnten mit diesem Material nur sehr wenige Versuche gemacht werden; die Mehrzahl wurde mit dem Ultrafiltrationsrückstand des Mazerationssaftes angestellt, was leider sehr viel umständlicher ist. Diese seien hier vorangestellt.

1. Versuche mit Ultrafiltrationsrückstand.

In der Mehrzahl der Versuche wurde 0,8 bis 1 ccm 0,05 m Hexosephosphat auf 2 ccm Versuchslösung benutzt. Diese Mengenverhältnisse waren nach einem orientierenden Vorversuch gewählt, aus dem sich zu ergeben schien, dass die Atmungserregung mit zunehmender Konzentration des Phosphorsäureesters immer mehr stiege. Genauere Versuche führten jedoch später zu dem Resultat, dass ein solcher Anstieg nur bis zu etwa 0,3—0,4 ccm auf 2 ccm Lösung, also etwa bis 0,01 m erfolgt. Eine Erhöhung der Konzentration darüber hinaus führt sogar für den Anfang wieder zu einer Verringerung der Atmungsgrösse, so dass die in den meisten Versuchen gewählten Mengenverhältnisse nicht mehr ganz optimal sind. Erst in langer Zeit, die die übliche Versuchszeit von 3—5 Stunden übertrifft, findet ein allmähliches Absinken der kleinen gegenüber den höheren Konzentrationen statt. Unter 0,01 m wird die Atmungserregung mit abnehmender Hexosephosphatkonzentration rasch verringert, zudem fällt die Atmung hier schon in den ersten Stunden ab.

Die Reaktion wurde durch Zugabe von $\frac{n}{10}$ NaOH zum gewaschenen Rückstand neutral gehalten. Auch die Änderung der Reaktion hat etwa denselben Einfluss wie auf die Atmung des Mazerationssaftes. Sowohl nach der sauren wie nach der alkalischen Seite fällt die Atmung mit Hexosephosphat ab.

Die absolute Grösse der Atmungserregung hängt ausser von den erwähnten Umständen noch etwas von der Waschung des Rückstands ab. In dem für diese Versuche benutzten Saft aus recht schlecht wirksamer Hefe wird die Atmung schon durch Waschen mit der 100—200fachen Menge Wasser ganz oder nahezu aufgehoben (vgl. dazu die vorige Arbeit). Wird nun sehr viel stärker mit der 1000—3000fachen Wassermenge gewaschen, so wird die Atmungserregung ziemlich erheblich geschwächt.

Zunächst seien einige Beispiele für die Atmungserregung in An- und Abwesenheit von Methylenblau gegeben.

1. Ultrafiltrationsrückstand, mit 240fach Wasser gewaschen. Rückstand gegenüber Ausgangssaft 3fach konzentriert. In 4^h 40′.

a)	1,0 ccm Mazerationssaft + 0,15 n NaOH + 0,85 ccm dest. Wasser (Phenylurethan gesättigt) . . .	**132**	cmm O_2
b)	0,35 ccm gewaschener Rückstand (neutral) + 1,65 ccm dest. Wasser (Phenylurethan gesättigt)	**4**	„ O_2
c)	0,35 ccm gewaschener Rückstand (neutral) + 1,4 ccm dest. Wasser + 0,2 ccm 0,5 %iges Methylenblau (Phenylurethan gesättigt)	**8**	„ O_2
d)	0,35 ccm gewaschener Rückstand (neutral) + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,8 ccm dest. Wasser (Phenylurethan gesättigt)	**61**	„ O_2
e)	0,35 ccm gewaschener Rückstand (neutral) + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,2 ccm Methylenblau 0,5 % + 0,6 ccm dest. Wasser (Phenylurethan gesättigt)	**145**	„ O_2
f)	0,35 ccm gewaschener Rückstand (neutral) + 1,1 ccm Ultrafiltrat + 0,4 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH + 0,2 ccm dest. Wasser (Phenylurethan gesättigt)	**67**	„ O_2

2. Rückstand, mit 860fach Wassser gewaschen; 3fach konzentriert. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 2^h:

a)	1 ccm Saft + 1 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH	**54**	cmm O_2
b)	0,35 ccm Rückstand (neutral) + 1,5 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm Natriumphosphat $\frac{m}{15}$ . . .	**0**	„ O_2

c) 0,35 ccm Rückstand (neutral) + 0,5 ccm dest. Wasser + 1,1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) . . **14** cmm O_2
d) 0,35 ccm Rückstand (neutral) + 1 ccm Ultrafiltrat + 0.6 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **32** „ O_2

3. Rückstand, mit 930 fach Wasser gewaschen; 3 fach konzentriert. Alles mit Phenylurethan gesättigt.

a) 1 ccm Saft + 1,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH gibt in 1 h 30′ **72** cmm O_2
b) 0,35 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser gibt in 5 h . . . . . **0** „ O_2
c) 0,35 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,6 ccm dest. Wasser gibt in 5 h . **29** „ O_2
d) 0,35 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,1 ccm Methylenblau + 0,5 ccm dest. Wasser gibt in 5 h . . . . . **77** „ O_2

4. Rückstand, mit 50 fach Wasser gewaschen; 2 fach konzentriert. Alles mit Phenylurethan gesättigt.

a) 1 ccm Saft + 1,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH gibt in 1 h . . **39** ccm O_2
b) 0,5 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser gibt in 5 h . . . . . **8** „ O_2
c) 0,5 ccm Rückstand + 1,5 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm Methylenblau 0,5 % gibt in 5 h . . . **15** „ O_2
d) 0,5 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,6 ccm dest. Wasser gibt in 5 h . **39** „ O_2
e) 0,5 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,1 ccm Methylenblau gibt in 5 h . **102** „ O_2

5. Rückstand, mit 100 fach Wasser gewaschen; 2 fach konzentriert. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 3 h 30′:

a) 1 ccm Saft + 1,2 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH . . . . . **144** cmm O_2
b) 0,5 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **10** „ O_2
c) 0,5 ccm Rückstand + 1,5 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm Methylenblau 0,5 % . . . . . **12** „ O_2
d) 0,5 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **28** „ O_2
e) 0,5 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,1 ccm Methylenblau + 0,5 ccm dest. Wasser . . . . . **80** „ O_2

Einfluss der Konzentration des Hexosephosphats.

6. Rückstand, mit 260 fach Wasser gewaschen. Alles mit Phenylurethan gesättigt.

a) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser gibt in 4 h 15′ . . . . . **0** cmm O_2

b) 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) gibt in 4 h 15′ . . . . . **34** cmm O_2

c) 0,4 ccm Rückstand + 0,3 ccm Hexosephosphat (0,05 m) gibt in 4 h 15′ . . . . . **36** „ O_2.

7. Rückstand, mit 105 fach Wasser gewaschen. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	1 h 40′	4 h
a) 0,45 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser	**0**	**0**
b) 0,45 ccm Rückstand + 1,6 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	**11**	**28**
c) 0,45 ccm Rückstand + 0,4 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 1,2 ccm dest. Wasser	**15**	**36**
d) 0,45 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat (**0,005** m) + 0,6 ccm dest. Wasser	**9**	**16**
e) 0,45 ccm Rückstand + 0,25 ccm Hexosephosphat (**0,005** m) + 1,3 ccm dest. Wasser	**3**	**5**

Einfluss der Reaktion.

8. Vgl. Versuch 7. Je 0,45 ccm Rückstand (neutr.) auf 2 ccm in 4 h:

a) Mit dest. Wasser . . . . . **0** cmm O_2

b) Mit 0,4 ccm Hexosephosphat ($p_H = 7$) . . . **36** „ O_2

c) Mit 0,4 ccm Hexosephosphat + 0,25 ccm $\frac{n}{10}$-NaOH ($p_H = 8{,}5$—9) . . . . . **17** „ O_2

d) Mit 0,4 ccm Hexosephosphat + 0,35 ccm $\frac{n}{10}$-HCl ($p_H = 5{,}5$—6) . . . . . **10** „ O_2.

Einfluss der Waschung des Rückstandes und Erhitzen des Rückstandes.

9. A. 1,2 ccm neutraler Mazerationssaft + 0,8 ccm dest. Wasser verbrauchen in 3 h 30′ . . . . . **120** cmm O_2.

B. Rückstand, mit 130 fach Wasser gewaschen; 3 fach konzentriert benutzt. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 3 h 30′:

a) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm Wasser . . . . **3** cmm O_2

b) 0,4 ccm Rückstand + 1,5 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm Methylenblau 0,5 % . . . . . **7** „ O_2

c) 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **38** „ O_2

d) 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat + 0,1 ccm Methylenblau + 0,5 ccm Wasser . . . **85** „ O_2.

C. Rückstand, mit 2800 fach Wasser gewaschen; 3 fach konzentriert benutzt. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 3 h 50′:

a) 0,4 ccm Rückstand + 1,6 ccm dest. Wasser . . **0** „ O_2

b) 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat + 0,6 ccm dest. Wasser. . . . . **15** „ O_2

c) 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat + 0,1 ccm Methylenblau . . . . . **36** cmm O_2
d) Gekocht: 0,4 ccm Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **1** „ O_2.

Um zu zeigen, dass die Hemmung der Hexosephosphatatmung durch Urethane ähnlich ist der Atmungshemmung im unveränderten Mazerationssaft, wurden dieselben Narkotikumkonzentrationen wie in den entsprechenden früheren Versuchen (Nr. 74 und 75 der vorigen Arbeit) gewählt. Nur war es nicht angängig, die Kontrolle selbst ohne Phenylurethan zu lassen, wegen der durch die lange Ultrafiltration und das Hexosephosphat erhöhten Gefahr der bakteriellen Verunreinigung. Es wurde daher in einem Fall die Atmung in gesättigt Phenylurethan (+ 3 % Methylalkohol) mit der in 6 % Äthylurethan und in 1 % i-Butylurethan verglichen; in den anderen alle Proben mit Phenylurethan gesättigt (+ 3 % Methylalkohol) und ausser zur ersten noch 6 % Äthylurethan bzw. 1,0 und 1,2 % i-Buthylurethan oder 5 % Propylurethan hinzugefügt. Die Versuche führen zu gut übereinstimmenden Resultaten.

Auch die narkotische Hemmung in Gegenwart von Methylenblau wurde so verglichen. Diese Hemmung der „Methylenblauatmung" ist zwar beim Mazerationssaft nicht untersucht, wohl aber bei Acetonhefe, wo sie sich gleich der Atmungshemmung ergab (Versuche 26 und 27). In der Tat ergibt sich auch hier für Äthylurethan und Propylurethan eine ähnliche (etwas geringere) Hemmung der Methylenblauatmung wie der Atmung. (Der Einfluss des i-Butylurethan auf die Methylenblauatmung wurde nur in einem Fall untersucht, bei dem weder mit noch ohne Methylenblau eine Hemmung stattfand.)

Beispiele.

1. Atmung in 5^h: Je 0,35 ccm Ultrafiltrationsrückstand auf 2 ccm Flüssigkeit (vgl. Versuch 3 oben).

	cmm O_2	Hemmung %
a) Mit dest. Wasser; mit Phenylurethan gesättigt	**0**	—
b) Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m); mit Phenylurethan gesättigt	**29**	—
c) Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m); mit Phenylurethan gesättigt + 0,025 % Methylenblau . .	**77**	—
d) Mit 1 ccm Hexosephosphat; Äthylurethan 6 %	**12**	60
e) Mit 1 ccm Hexosephosphat; Äthylurethan 6 % + 0,025 % Methylenblau	**42**	45
f) Mit 1 ccm Hexosephosphat; i-Butylurethan 1,2 %	**24**	17

2. Atmung in 5 h: Je 0,5 ccm Rückstand auf 2 ccm Flüssigkeit (vgl. Versuch 4 oben). Alle Lösungen mit Phenylurethan gesättigt (+ 3 % Methylalkohol):

		cmm O_2	Hemmung %
a)	Mit dest. Wasser	8	—
b)	Mit dest. Wasser; 0,025 % Methylenblau	15	—
c)	Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	39	—
d)	Mit 1 ccm Hexosephosphat; 0,025 % Methylenblau	102	—
e)	Mit 1 ccm Hexosephosphat; 6 % Äthylurethan	14	65
f)	Mit 1 ccm Hexosephosphat; 6 % Äthylurethan + 0,025 % Methylenblau	57	45

3. Rückstand, 130fach gewaschen. Je 0,4 ccm auf 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 5½ h:

		cmm O_2	Hemmung %
a)	Mit dest. Wasser	5	—
b)	Mit 1 ccm Hexosephosphat	35	—
c)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 0,025 % Methylenblau	83	—
d)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 6 % Äthylurethan	11	70
e)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 1 % i-Butylurethan	40	0
f)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 1 % i-Butylurethan + 0,025 % Methylenblau	88	0

4. Rückstand, 260fach gewaschen. Je 0,4 ccm auf 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 4 h 15′:

		cmm O_2	Hemmung %
a)	Mit dest. Wasser	0	—
b)	Mit 1 ccm Hexosephosphat	34	—
c)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 0,025 % Methylenblau	82	—
d)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 5 % Propylurethan	3	90
e)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 5 % Propylurethan + 0,025 % Methylenblau	28	65
f)	Mit 1 ccm Hexosephosphat + 1,2 % i-Butylurethan	26	24

Es beträgt demnach die Hemmung durch 6 % Äthylurethan 65—70 % (mit Methylenblau 45 %), 5 % Propylurethan 90 % (mit Methylenblau 65 %), 1,2 % iso-Butylurethan 20 % (1 % iso-Butylurethan 0 %). Demgegenüber fanden wir in der vorigen Arbeit für die Atmung des Mazerationssaftes: 6 % Äthylurethan hemmt 70 %, 1 % iso-Butylurethan 35 %, gesättigt Phenylurethan 20 %. Ferner ergibt sich nach Versuchen von Dorner[1]) die Hemmung

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 81 S. 100. 1912.

der Gärung im Hefepresssaft durch 8 % Äthylurethan zu 80 %, durch 6 % Propylurethan zu 95 %, 1 % iso-Butylurethan zu 24 %, gesättigt Phenylurethan fast 0 — alles für ½ Stunde. Für längere Zeiten steigen die Hemmungen dabei stark an, was sich etwas schwächer auch in unserem Falle zeigt. Wir finden hier also überall fast dieselben Zahlen, und ebenso lässt sich der von Warburg und Wiesel[1]) sowie Dorner beobachtete Parallelismus mit der Niederschlagsbildung im Saft nicht nur mit dem Mazerationssaft ebenso wie mit dem Presssaft beobachten, sondern auch mit dem gewaschenen Ultrafiltrationsrückstand unter Zugabe von Hexosephosphat in den hier beschriebenen Versuchen. Es ist wohl nicht zufällig, dass die Hemmung durch iso-Butylurethan im Vergleich zu Äthylurethan in diesen Fällen noch geringer ist als bei der Atmung der Acetonhefe, wo sich für 7 % Äthylurethan 80 %, für 1 % iso-Butylurethan 66 % ergab. Vielmehr kann man in Konsequenz der Warburg'schen Regel von dem verstärkenden Einfluss der Zellstruktur auf die Wirkung der Narkotika, der sich bei den höheren Homologen mehr als bei den niederen geltend macht, annehmen, dass die Acetonhefe (und noch mehr die Acetonkokken, vgl. Pflüger's Arch. Bd. 169 S. 87. 1917) noch eine gewisse „Struktur" besitzt. Vielleicht ist sogar bei der Hemmung der Hexosephosphatatmung diese Tendenz noch gegenüber der Atmungshemmung im unfiltrierten Saft gesteigert.

Durch Glukose wird die Atmung gut gewaschenen Rückstands nicht erregt, ebensowenig durch Phosphat; nur zeigt das letztere die schon in der vorigen Arbeit erwähnte Eigenschaft, die Atmungssteigerung durch Methylenblau zu erhöhen. Gleichzeitiger Zusatz von Glukose und Phosphat hat dagegen einen ähnlichen Einfluss wie Zusatz von Hexosephosphat; allerdings bleibt die Grösse der Atmungserregung, besonders stark in Methylenblaugegenwart, hinter der durch schwächere bzw. ähnliche Konzentrationen Hexosephosphat bewirkten zurück. Zweifellos kommt es hier durch die „Phosphatese" des Rückstandes zu einer, wenn auch (wegen Cofermentmangels?) unvollkommenen, Synthese des Hexosephosphats. Im nächsten Abschnitt werden wir sehen, dass auch die Atmung

1) Pflüger's Arch. Bd. 144 S. 465.

des Mazerationssaftes durch Hexosephosphat gesteigert wird. Wir verstehen deshalb ohne weiteres, warum Glukose allein zwar die Atmung des inaktiven Rückstandes nicht erregt, aber die durch Ultrafiltratzusatz in ihm erregte Atmung steigert; das zur Synthese erforderliche Phosphat ist hier im Ultrafiltrat enthalten.

Beispiele.

1. Vgl. Versuch 1 der Zusammenstellung auf S. 455. Je 2 ccm Flüssigkeit. Äquivalente Mengen Saft, Rückstand, Ultrafiltrat. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 4^h 40′:

a)	1 ccm Saft + NaOH + dest. Wasser	**132**	cmm O_2
b)	Rückstand (neutr.) + dest. Wasser	**4**	„ O_2
c)	Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 0,05 % Methylenblau	**8**	„ O_2
d)	Rückstand (neutr.) + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	**61**	„ O_2
e)	Rückstand (neutr.) + 0,8 ccm Hexosephosphat + 0,05 % Methylenblau	**145**	„ O_2
f)	Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose	**6**	„ O_2
g)	Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose + 0,05 % Methylenblau	**9**	„ O_2
h)	Rückstand (neutr.) + 1,1 ccm Ultrafiltrat	**67**	„ O_2
i)	Rückstand (neutr.) + 1,1 ccm Ultrafiltrat + 1 % Glukose	**134**	„ O_2.

2. Vgl. Versuch 5 auf S. 456. Je 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 3^h 30′:

a)	Rückstand (neutr.) + dest. Wasser	**10**	cmm O_2
a)	Rückstand (neutr.) + 0,025 % Methylenblau	**12**	„ O_2
c)	Rückstand (neutr.) + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	**28**	„ O_2
d)	Rückstand (neutr.) + 1 ccm Hexosephosphat + 0,025 % Methylenblau	**80**	„ O_2
e)	Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose	**10**	„ O_2
f)	Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose + 0,025 % Methylenblau	**10**	„ O_2
g)	Rückstand (neutr.) + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Na-Phosphat.	**14**	„ O_2
h)	Rückstand (neutr.) + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Na-Phosphat + 0,025 % Methylenblau	**24**	„ O_2.

3. Vgl. Versuch 4 auf S. 456. Je 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 5^h:

a)	Rückstand (neutr.) + dest. Wasser	**8**	cmm O_2
b)	Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 0,025 % Methylenblau	**15**	„ O_2
c)	Rückstand (neutr.) + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	**39**	„ O_2

d) Rückstand (neutr.) + 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,025 % Methyelnblau . . . . . **102** cmm O_2
e) Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.) . . . . . **39** „ O_2
f) Rückstand (neutr.) + 1 % Glukose + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.) + 0,025 % Methylenblau . **54** „ O_2.

4. Vgl. Versuch 9 B auf S. 457. Je 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 3^h 30′:

a) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser. . . . . **3** cmm O_2
b) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 0,025 % Methylenblau . . . . . **7** „ O_2
c) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 1 ccm Hexosephosphat . . . . . **38** „ O_2
d) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 1 ccm Hexosephosphat + 0,025 % Methylenblau . . . . . **85** „ O_2
e) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 1 % Glukose **2** „ O_2
f) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 1 % Glukose + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.) . . . . . **17** „ O_2
g) Rückstand (neutr.) + dest. Wasser + 1 % Glukose + 1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.) + 0,025 % Methylenblau . . . . . **26** „ O_2.

5. Vgl. Versuch 9 C auf S. 457. Je 2 ccm Flüssigkeit. In 3^h 50′:

a) Rückstand + dest. Wasser . . . . . **0** cmm O_2
b) Rückstand + 1 ccm Hexosephosphat . . . . **15** „ O_2
c) Rückstand + 0,8 % Glukose + 0,8 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat **6** „ O_2.

Ähnlich wie Glukose verhält sich Galaktose: Ohne Phosphat keine Atmungserregung des gewaschenen Rückstands, mit Phosphat eine geringe, die aber noch hinter der durch gleiche Konzentrationen Glukose hervorgerufenen zurückbleibt. Dagegen geben die Pentosen, Xylose und Arabinose mit Phosphat nicht die geringste Spur einer Atmungserregung, weil es mit diesen eben nicht zur „Hexosephosphatbildung“ kommt. Ganz anders aber Fruktose! Das eigentümliche Verhalten der „käuflichen“ sowie der gereinigten Lävulose, von dem schon oben die Rede war, ist aus den folgenden Versuchsdaten und besonders deutlich aus der Fig. IV zu ersehen, wo der Verlauf der Sauerstoffzehrung mit Hexosephosphat und käuflicher Fruktose in An- und Abwesenheit von Methylenblau wiedergegeben ist. Die Atmungs-

erregung durch 1% „käufliche Lävulose“ ist in der ersten Stunde nicht viel geringer als durch Kochsaft in Mengen des Ausgangssafts, fällt aber sehr rasch ab; und ein noch stärkeres Absinken zeigt die anfangs gesteigerte Atmung mit Methylenblau. Die so sehr viel schwächere Atmungserregung mit reiner Fruktose hat doch prinzipiell den gleichen Verlauf. Zunächst liesse sich

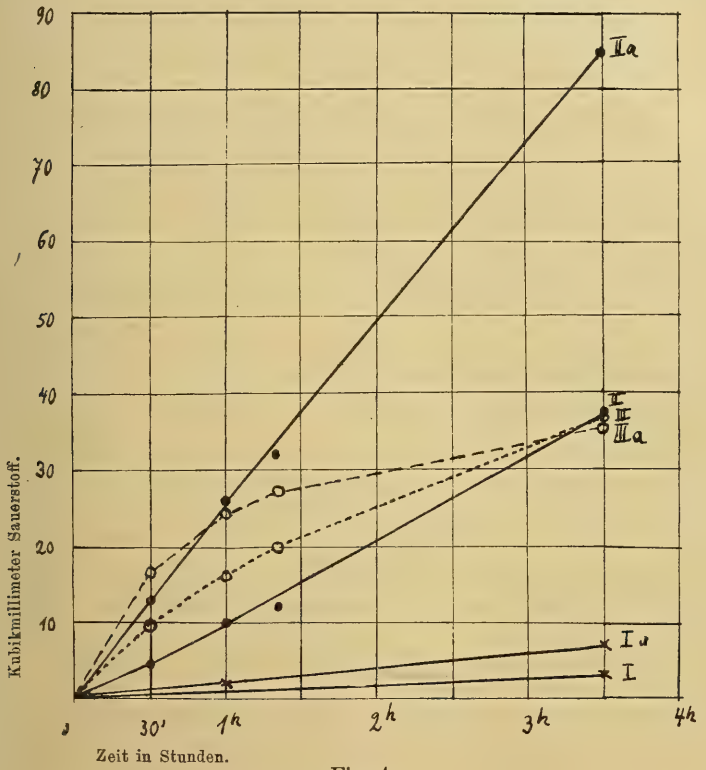


Fig. 4.

×——× *I* gewaschener Rückstand,
Ia gewaschener Rückstand mit Methylenblau.
•——• *II* do. mit Hexosephosphat,
IIa do. mit Hexosephosphat und Methylenblau.
○·····○ *III* do. mit unreiner Fruktose,
IIIa do. mit unreiner Fruktose und Methylenblau.

daran denken, dass die Atmung ähnlich wie durch Glukose + Phosphat zustande kommt, also infolge von Hexosephosphatbildung, indem der ungereinigte Fruchtzucker die benötigte Menge Phosphat enthielte. In der Tat findet man nach Säureveraschung im Präparat der „käuflichen“ Lävulose mit Ammoniummolybdat einen

äusserst geringen Phosphatniederschlag, während die reine Fruktose völlig frei von Phosphat ist. Dass aber trotzdem die Atmungserregung nicht auf Hexosephosphatbildung beruht, geht daraus hervor, dass 1. die Atmungskurve eine ganz andere ist als durch Glukose + Phosphat sowie Hexosephosphat, 2. die Atmung durch Zusatz von Phosphat zur ungereinigten Lävulose (die doch nur Spuren davon enthält), nicht vermehrt und die Atmungskurve nicht verändert wird, und 3. vor allem, dass der Zusatz von wenig Phosphat zur reinen Lävulose deren Atmungserregung überhaupt nicht steigert. Höchstens sinkt jetzt hier die minimale Oxydation weniger rasch ab, offenbar weil eine geringe Hexosephosphatsynthese hinzukommt.

Entsprechend dem Versuch Fig. 4 wurden noch einige weitere angestellt, die hier folgen mögen:

1. Vgl. Versuch 9 C auf S. 457. Je 0,4 ccm Rückstand auf 2 ccm. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Sauerstoffverbrauch in Kubikmillimetern in:

	1^h 30′	3^h 50′
a) Mit dest. Wasser	0	0
b) Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	5	15
c) Mit 1 ccm Hexosephosphat + 0,025 % Methylenblau	14	36
d) Mit 0,8 % „käufl." Fruktose	13	23
e) Mit 0,8 % „käufl." Fruktose + 0,025 % Methylenblau	24	31
f) Mit 0,8 % „käufl." Fruktose; Rückstand gekocht	0	0.

2. Je 0,4 ccm Rückstand auf 2 ccm, 130fach gewaschen. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	1^h	5^h 30′
a) Mit dest. Wasser	2	5
b) Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	7	35
c) Mit 1 % reiner Fruktose	5	9
d) Mit 1 % reiner Fruktose + 6 % Äthylurethan	1	1.

3. Je 0,4 ccm Rückstand auf 2 ccm, 260fach gewaschen. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	1^h 20′	4^h 15′
a) Mit dest. Wasser	0	0
b) Mit 1 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	11	34
c) Mit 1 % reiner Fruktose	5	6
d) Mit 1 % „käufl." Fruktose	18	29.

4. Je 0,45 ccm Rückstand auf 2 ccm, 105fach gewaschen. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	1^h 40′	4^h
a) Mit dest. Wasser	0	0
b) Mit 0,4 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	15	36
c) Mit 1 % reiner Fruktose + 0,1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.)	3	7
d) Mit 1 % „käufl." Fruktose	21	27.

Anhangsweise seien noch die Versuche mit Nukleinsäure und Glyzerinphosphorsäure erwähnt. Während erstere nur in hoher Konzentration wirksam ist, unterscheidet sich die letztere von der Hexosephosphorsäure durch den starken Abfall der Wirkung und das Fehlen der Methylenblausteigerung.

Beispiel:

Je 0,4 ccm Rückstand, 100 fach gewaschen, auf 2 ccm. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter Sauerstoff in

		2^h	4^h 20′
a)	Mit dest. Wasser	2	4
b)	Mit dest. Wasser + 0,025 % Methylenblau . .	3	6
c)	Mit 1,5 ccm 10 % nukleinsaures Na (Merck)	5	11
d)	Mit 1,5 ccm 10 % nukleinsaures Na (Merck) + 0,025 % Methylenblau	9	19
e)	Mit 1,0 ccm 2 % glyzerinphosphorsaures K . .	22	33
f)	Mit 1,0 ccm 2 % glyzerinphosphorsaures K + 0,025 % Methylenblau	24	35

2. Versuche mit nicht filtriertem Mazerationssaft.

Die bisher beschriebenen Versuche werden durch Gärung nicht kompliziert, wenigstens wenn sie mit sehr gut gewaschenem Rückstand angestellt wurden. Denn trotz der Anwesenheit von gärfähigem Zucker und Phosphat bzw. des vergärbaren Hexosephosphats und gärkräftiger Zymase im Rückstand kann die Gärung nicht stattfinden, weil das Koferment ausgewaschen ist. Anders ist das aber bei Zusatz des Hexosephosphats oder der Glukose zu nicht ultrafiltriertem Saft. Und diese Komplikation ist aus einem merkwürdigen Grunde sehr viel grösser bei Hexosephosphatzusatz als bei Glukose oder Fruktose. Zu diesen Versuchen dienten Extrakte aus einem nicht sehr garkräftigen Präparat Münchener Trockenhefe und ebensolcher Berliner. Diese Extrakte gerieten bei Gegenwart von Glukose niemals in Gärung, wenn sie gegen Neutralrot völlig neutralisiert waren ($p_H = 7—8$), sondern nur bei ihrer genuinen Reaktion ($p_H = 6$), und ebensowenig, wenn neutrales Phosphat hinzugegeben wurde. Wohl aber gärten sie bei dieser neutralen Reaktion in Gegenwart von Hexosephosphat. Ferner zeigten sie in ausgesprochenem Maasse die Eigentümlichkeit, die sich angedeutet auch bei besser gärkräftigem Saft und bei nicht ganz frischer Acetonhefe findet, dass die Gärung auch bei ursprünglicher oder schwach abgestumpfter saurer Reaktion nicht sogleich einsetzt, sondern erst nach längerer

„Inkubationszeit“, öfters von 2—3 und mehr Stunden — besonders in verdünntem Saft — und dann oft „explosiv“ beginnt: hierbei handelt es sich nicht etwa um CO_2-Retention, sondern durch Ansäuern mit Phosphorsäure lässt sich feststellen, dass in der ersten Zeit keine Kohlensäure gebildet wird —: auch durch Zugabe von Phosphat wird die Inkubationszeit nicht aufgehoben, sondern nur die später gebildete Kohlensäure vermehrt. Dagegen beginnt bei Zugabe des Hexosephosphats zu zuckerhaltigem Saft die Gärung ohne Verzögerung. — In all diesen Punkten verhält sich übrigens die „käufliche“ Fruktose wie Glukose und nicht wie Hexosephosphat. Endlich drittens gehören hierher Beobachtungen über die Gärung von derartigem ultrafiltrierten Saft: es zeigte sich, dass man durch Zugabe von Kochsaft oder Ultrafiltrat die Gärung eines inaktiven Ultrafiltrationsrückstands mit Glukose nur dann wieder hervorrufen kann, wenn der Rückstand mit nicht mehr als der 15—20fachen Wassermenge gewaschen war; wurde weiter gewaschen, so schien der Rückstand irreversibel das Gärvermögen verloren zu haben. Gab man aber Hexosephosphat hinzu, so geriet ein selbst mit der tausendfachen Wassermenge gewaschener Rückstand mit Kochsaft wieder in Gärung, ja mit Hexosephophast gärte sogar der nur 15fach gewaschene Rückstand noch spontan ohne Zugabe des Kochsaftes. In eine Diskussion dieser Beobachtungen möchte ich hier nicht eintreten, da sie mehr zur Vermeidung von Versuchsfehlern bei den Sauerstoffmessungen angestellt wurden, ferner in dieser Stärke nur bei schlechter gärendem Saft sich zeigten und daher nicht verallgemeinert werden können. Es sei nur auf mannigfaltige Analogien hierzu in der neueren Gärungsliteratur verwiesen [1]). Die Deutung, dass es sich im Saft um einen Mangel des Hexosephosphat synthetisierenden Ferments handelt, dürfte nach der Harden'schen Gärungstheorie nicht zutreffen und ist wohl abzulehnen.

---

1) Zur Gärverzögerung: Buchner-Hahn, Zymasegärung S. 234 f. — Lebedew, Biochem. Zeitschr. Bd. 10 S. 456. 1908, Bd. 20 S. 114. 1909. — Im Mazerationssaft: Ann. de l'Inst. Pasteur t. 26 p. 16 ff. 1912. — Harden, Proc. Royal Soc. Ser. B. vol. 77 p. 415. 1906. — Aktivierung des Zuckers: Euler, Biochem. Zeitschr. Bd. 41 S. 215. 1912. — Stimulierung der Zuckergärung im Mazerationssaft (mit Brenztraubensäure): Oppenheimer, Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 93 S. 235. 1914—15.

Mehrere Messungen des Sauerstoffverbrauchs des Mazerationssafts in Gegenwart von Hexosephosphat schlugen fehl, weil dieses auch im neutralisierten Saft vergärte. Diese Fehlerquelle liess sich nur dadurch ausschalten, dass der ja schon für sich nicht stark gärwirksame Saft nicht ganz frisch benutzt wurde. Zu lange (z. B. 2 Tage) gestandener Saft ist wiederum nicht brauchbar, weil dann die Atmungssteigerung sehr gering ist oder ganz wegbleibt.

Hexosephosphat steigert die Atmung von neutralisiertem Mazerationssaft anfangs nur sehr wenig; mit der Zeit ergibt sich aber eine wachsende Differenz zugunsten der Hexosephosphathaltigen Lösung, daher rührend, dass die Oxydationsgeschwindigkeit darin gar nicht nachlässt oder sogar etwas steigt, während die Atmung selbst besonders bei dem hier benutzten Saft ziemlich stark abfällt. Dagegen wird die Reduktion des Methylenblau von vornherein durch Hexosephosphat stark vermehrt, oft so stark, dass es zu anhaltender Entfärbung der Lösung, selbst bei starkem Schütteln an der Luft, kommt. In diesen Fällen erhält man dann scheinbar auch zunächst keine Vermehrung der Methylenblausteigerung durch Hexosephosphat. Dass das aber nur von zu weit gehender Reduktion herrührt, kann man durch Erhöhung der Methylenblaukonzentration feststellen: dann steigert Hexosephosphat die Methylenblauatmung von vornherein recht beträchtlich. Im Mazerationssaft haben nun Glukose, Fruktose und Galaktose ungefähr denselben Effekt gegenüber der Atmung wie Hexosephosphat, wie das nach dem Vorangehenden erwartet werden muss: es kommt hier eben zur Synthese desselben, da das Phosphat im Saft enthalten ist. Auch hier nimmt die Steigerung mit der Zeit zu, doch ist sie schon von vornherein recht erheblich, ja sogar grösser als durch Hexosephosphat, wofür der Grund nicht recht klar ist.

Beispiele.

1. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	1^h	5^h 40′
a) 1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,9 ccm dest. Wasser	**33**	**134**
b) 1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,3 ccm Methylenblau 0,5 % . . .	**85**	**246**

		1 h	5 h 40′
c)	1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	38	268
d)	1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,3 ccm Methylenblau 0,5 %	90 [1])	450

2. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

		3 h 30′	5 h 15′
a)	1,1 ccm neutr. Saft + 0,9 ccm dest. Wasser	135	177
b)	1,1 ccm neutr. Saft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	166	266

3. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

		3 h 50′	6 h
a)	1,1 ccm neutr. Saft + 1,3 ccm dest. Wasser	82	110
b)	1,1 ccm neutr. Saft + 0,8 ccm dest. Wasser + 0,5 ccm Methylenblau 0,5 %	130	158
c)	1,1 ccm neutr. Saft + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,5 ccm dest. Wasser	(78) [2])	159
d)	1,1 ccm neutr. Saft + 0,8 ccm Hexosephosphat + 0,5 ccm Methylenblau 0,5 %	347	425

4. Mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

		30′	3 h
a)	1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,5 ccm dest. Wasser	19	85
b)	1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,4 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,5 ccm dest. Wasser .	23	95
c)	1,1 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,7 ccm dest. Wasser + 0,2 ccm 10 %ige Glukose (1 %) .	31	142

5. Je 2,4 ccm. Mit Phenylurethan gesättigt. In 3 h 30′:

a)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + dest. Wasser .	144 cmm O_2
b)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,4 ccm Methylenblau 0,5 % + dest. Wasser.	246 „ O_2
c)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,8 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat ($p_H = 7{,}7$) + dest. Wasser.	123 „ O_2
d)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,8 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat ($p_H = 7{,}7$) + 0,4 ccm Methylenblau 0,5 %	240 „ O_2
e)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,2 ccm 10 %ige Glukose (1 %) + dest. Wasser	282 „ O_2
f)	1,2 ccm neutr. Mazerationssaft + 0,2 ccm 10 %ige Glukose (1 %) + 0,4 ccm Methylenblau 0,5 % [3])	334 „ O_2.

1) Völlig entfärbt.

2) Ungenaue Messung.

3) Erste Stunde ganz reduziert.

6. Je 0,8 ccm Saft, neutr., auf 2 ccm Flüssigkeit. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	$2^h\ 20'$	$4^h\ 40'$
a) Mit dest. Wasser	57	96
b) Mit 0,12 % Methylenblau	150	196
c) Mit 1 % Glukose	88	159
d) Mit 1 % Glukose + 0,12 % Methylenblau	238	378
e) Mit 1 % Glukose + 0,3 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (neutr.)	90	165
f) Mit 1 % Glukose + 0,3 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat + 0,12 % Methylenblau	178[1])	337
g) Mit 1 % Galaktose	104	158
h) Mit 1 % Galaktose + 0,12 % Methylenblau	166	280
i) Mit 1 % „käufl." Fruktose	84	153
k) Mit 1 % „käufl." Fruktose + 0,12 % Methylenblau	176	320

Die Regeln, die sich früher für die Methylenblauwirkung auf den Saft ergaben (vgl. vorige Arbeit), werden durch Hexosephosphat oder Zuckerzusatz nicht geändert. Die Methylenblausteigerung der Atmung lässt auch hier allmählich, wenn auch nicht so rasch wie ohne Zusatz, nach, und die ganz reduzierte Lösung bläut sich spontan wieder. Nach 4—5 Stunden ist die Oxydationsgeschwindigkeit mit und ohne Methylenblau ziemlich gleich geworden.

Als letzten Beweis dafür, dass wir es bei der Atmungserregung durch Hexosephosphat mit einem enzymatischen Vorgang zu tun haben, möchte ich die Versuche mit Mazerationskochsaft anführen. Hier wird die geringfügige Oxydation, die im 40 Sekunden auf 90—100° C erhitzten Saft fortbesteht, nur höchstens in demselben Verhältnis — absolut also viel weniger — gesteigert wie die Atmung des unveränderten Saftes. Dagegen ergibt sich mit Methylenblau wieder eine sehr starke Steigerung und, da schon die Methylenblausteigerung im Kochsaft selbst in nicht lang erhitztem Saft und bei nicht zu hoher Farbstoffkonzentration meist grösser und besser konstant als im unerhitzten Saft ist (wohl als Ausdruck der erhöhten Thermostabilität der Methylenblauatmung), so kann diese Atmungszunahme bei Anwesenheit von Hexosephosphat 500—1000 % betragen.

1) Zum Teil reduziert.

Beispiele.

1. 40 Sekunden im kochenden Wasserbad erhitzter Saft von Versuch 1 auf S. 467. Alles mit Phenylurethan gesättigt. Kubikmillimeter O_2 in:

	2^h 40′	5^h 40′
a) 1,1 ccm neutr. Kochsaft + 0,9 ccm dest. Wasser	9	18
b) 1,1 ccm neutr. Kochsaft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	9	23.

2. 40 Sekunden erhitzter Saft. In 1^h 40′:

a) 1 ccm neutr. Kochsaft + 1 ccm dest. Wasser. .	9	cmm O_2
b) 1 ccm neutr. Kochsaft mit 0,025 % Methylenblau.	48	„ O_2
c) 1 ccm neutr. Kochsaft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m)	16	„ O_2
d) 1 ccm neutr. Kochsaft + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m) mit 0,025 % Methylenblau	118	„ O_2.

3. Kochsaft, knapp 40 Sekunden erhitzt. In 3^h:

a) 1,1 ccm neutr. Kochsaft + 0,9 ccm dest. Wasser	38	cmm O_2
b) 1,1 ccm neutr. Kochsaft mit 0,025 % Methylenblau	112	„ O_2
c) 1,1 ccm neutr. Kochsaft + 0,8 ccm Hexosephosphat + 0,1 ccm dest. Wasser.	37	„ O_2
d) 1,1 ccm neutr. Kochsaft + 0,8 ccm Hexosephosphat mit 0,025 % Methylenblau	192	„ O_2.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass das Hexosephosphat für sich weder Sauerstoff verbraucht, noch Methylenblau reduziert. Fragen wir, wie die Oxydation mit Hexosephosphat zustande kommt, so darf es wohl zunächst als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass das Hexosephosphat bzw. der abgespaltene Zucker selbst oxydiert wird. Nehmen wir das an, so erscheint uns der Vorgang nicht so ohne Analogie, weil die Hexosen schon für sich in alkalischer Lösung in der Kälte Sauerstoff aufnehmen[1]) und auch Methylenblau reduzieren. Viele Autoren haben aber schon darauf hingewiesen, dass die labile Form der Hexose, die sich zu Beginn der Gärung bildet, also im Hexosephosphat selbst vorliegt oder in seiner Gegenwart oder durch seinen Zerfall entsteht, sich ganz ähnlich einer Hexose in alkalischer Lösung verhält. Möglicherweise ist diese labile Form in gewisser Menge in der „käuflichen Lävulose" enthalten, wird aber bald verbraucht oder umgewandelt. So könnte sich deren anfänglich starke Atmungserregung, die dann rasch nachlässt, erklären, während der labile Zucker aus dem Hexosephosphat fortwährend nachgebildet werden würde und

1) Vgl. Mathews and Walker, Journ. of biol. chemistry vol. 6 p. 1. 1909.

daher zu einer konstanten oder sogar langsam ansteigenden Oxydation Anlass gibt. Sobald die Umstände es gestatten, sollen die Versuche in dieser Richtung weiter fortgesetzt werden. Auch muss die Diskussion darüber, wie weit diese Überlegungen zur Erklärung der spontanen Atmung und Farbstoffreduktion der Hefeextrakte selbst dienen können, bis zu weiterer Aufklärung der Verhältnisse vertagt werden.

3. Versuche mit Acetonhefe.

Für diese Versuche stand leider nur noch sehr wenig, überdies schlecht atmende, 6 Monate alte Acetonhefe zur Verfügung, und da neue nicht beschafft werden konnte, muss die Ausarbeitung vorläufig unterbleiben. Im Prinzip stimmen die Ergebnisse mit den Mazerationssaftversuchen überein. Die gewaschene, nur noch in Spuren atmende Acetonhefe wird durch Hexosephosphat „erregt", diese Atmungserregung unterbleibt nach Erhitzen der gewaschenen Hefe. Glukose hat diesen Effekt nicht. Die Atmung der ungewaschenen Hefe wird durch Hexosephosphat beträchtlich gesteigert. Diese Steigerung ist noch grösser gegenüber der Methylenblauatmung, ebenso wie die Reduktion stark vermehrt ist. Dagegen ergab sich bei gewaschener Hefe durch Methylenblau nur eine geringe Steigerung der Hexosephosphatoxydation.

Versuche.

A. Gewaschene Hefe. 1. Kubikmillimeter O_2 in:

	2^h 30′	16^h
a) 2 ccm ungewaschene Hefesuspension (1 : 10) .	45	—
b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (gleiche Menge) + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (Phenylurethan gesättigt)	4	26
c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (gleiche Menge) + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat (Phenylurethan gesättigt) mit 0,025 % Methylenblau	13	70
d) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Hexosephosphat (< 0,1 m) (Phenylurethan gesättigt) .	17	97
e) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 1 ccm Hexosephosphat (< 0,1 m) (Phenylurethan gesättigt) mit 0,025 % Methylenblau	21	123.

2. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 4^h:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm dest. Wasser + 0,1 ccm $\frac{m}{15}$-Phosphat . . . . . **3** cmm O_2

b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m) . . . . . **16** „ O_2

c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe + 0,9 ccm Hexosephosphat (0,05 m) mit 0,025 % Methylenblau . **19** „ O_2

d) 1 ccm gewaschene Acetonhefe im kochenden Wasserbad erhitzt + 0,9 ccm Hexosephosphat . . . **3** „ O_2.

3. Frische Acetonhefe. In 1^h 20′:

a) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (1 : 6) + 1 ccm Acetonhefeextrakt . . . . . **46** cmm O_2

b) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (1 : 6) + 1 ccm Bouillon . . . . . **5** „ O_2

c) 1 ccm gewaschene Acetonhefe (1 : 6) + 0,5 ccm 2 %ige Glukose + 0,5 ccm Bouillon . . . . **2** „ O_2

B. Ungewaschene Hefe. 4. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 6^h:

a) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe (1 : 5) + 1 ccm dest. Wasser . . . . . **70** cmm O_2

b) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe (1 : 5) + 1 ccm dest. Wasser mit 0,05 % Methylenblau . . . . **146** „ O_2

c) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,2 ccm dest. Wasser . . **146** „ O_2

d) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) + 0,2 ccm dest. Wasser mit 0,05 % Methylenblau . . . . . **513** „ O_2.

5. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In 4^h:

a) 1,8 ccm ungewaschene Acetonhefe (1 : 11) + 0,6 ccm dest. Wasser . . . . . **41** cmm O_2

b) 1,8 ccm ungewaschene Acetonhefe (1 : 11) + 0,6 ccm Hexosephosphat (0,05 m) . . . . . **54** „ O_2.

6. 1 Jahr alte Acetonhefe. Alles mit Phenylurethan gesättigt. In $3\,^1/_2{}^h$:

a) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe (1 : 5) + 1 ccm dest. Wasser . . . . . **30** cmm O_2

b) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe mit 0,05 % Methylenblau . . . . . **56** „ O_2

c) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) . . . . . **42** „ O_2

d) 1 ccm ungewaschene Acetonhefe + 0,8 ccm Hexosephosphat (0,05 m) mit 0,05 % Methylenblau . . **101** „ O_2.

Zusammenfassung: 1. Die meisten Substanzen sind wirkungslos zur Wiedererregung der Atmung gewaschener Acetonhefe und des gewaschenen Ultrafiltrationsrückstands von Hefemazerationssaft, so Aldehyde, Eiweisskörper, organische Säuren, Cystein usw. Dagegen erhält man eine typische, nur quantitativ hinter der Wirkung des „Atmungskörpers" zurückbleibende Atmungserregung mit Hexosephosphat und eine eigenartige Oxydation bei gewaschener Acetonhefe mit Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure.

2. Die den Atmungskörper enthaltenden Extrakte geben die Reaktion auf Sulfhydrilgruppen. Zwischen der Stärke der SH-Reaktion im Acetonhefeextrakt und der Atmungserregung durch ihn besteht im allgemeinen ein Parallelismus, sowohl unmittelbar, wie bei verschiedener Behandlung des Extrakts: Eindickung, Ultrafiltration, Alkoholfällung, Alkaliinkubation. Das gleiche gilt für das Ultrafiltrat und den Kochsaft des Mazerationssaftes und für den wässerigen Auszug aus „Atmungspulver". Doch finden sich einige nicht unerhebliche Abweichungen von der Regel.

3. Die SH-Reaktion des Acetonhefeextraktes entspricht etwa $\frac{m}{3000}$. Zur Disulfidbildung wären auf 2 ccm nur 4 cmm Sauerstoff erforderlich, während die Acetonhefe in einigen Stunden die hundertfache Menge aufnimmt, ohne dass die SH-Reaktion ganz verschwindet. Also könnte die Mitwirkung der Sulfhydrilgruppe bei der Atmungserregung durch Extrakt nur in einer Übertragung von Sauerstoff bestehen, ohne gleichzeitige Disulfidbildung. Eine solche Übertragung von Sauerstoff findet sich nun bei Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure auf gewaschene Acetonhefe in neutraler und schwach saurer Lösung. Dabei wird in 6 Stunden etwa das Fünffache an Sauerstoff aufgenommen, als zur Disulfidbildung benötigt wird, ohne dass die SH-Gruppe ganz oxydiert wäre.

4. Bei dieser neutralen oder schwach sauren Reaktion sind wässerige Lösungen von Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure völlig stabil an der Luft, selbst in Gegenwart von $MnCl_2$. Zur Spontanoxydation und katalytischen Beschleunigung derselben durch Metallsalz ist mindestens spurenhaft alkalische Reaktion erforderlich. Daher wird auch die Sauerstoffübertragung in alkalischer Lösung unmöglich, weil dabei auch in Gegenwart von Acetonhefe alsbald die SH-Gruppe quantitativ in Disulfid über-

geht, also eine „oxydative Zerstörung des Sauerstoffüberträgers“ stattfindet. Dies entspricht der „Alkaliinkubation des Extrakts“ und der Atmung in alkalischer Lösung.

5. Trotz mancher Ähnlichkeit entspricht aber die Sauerstoffübertragung durch die genannten Säuren nicht genau der Wirkung des Extrakts, denn erstens ist die für gleiche Oxydationsgeschwindigkeit erforderliche SH-Konzentration mindestens zehnmal so gross; zweitens geschieht die Übertragung auch auf gekochte Acetonhefe, ist drittens durch Narkotika nicht zu hemmen, wird viertens durch Methylenblau nicht gesteigert. Endlich fünftens findet keine Übertragung auf den Rückstand von Mazerationssaft statt.

6. Eine erheblich geringere Vermehrung der Sauerstoffaufnahme über die zur Disulfidbildung erforderliche Menge findet bei der Oxydation von Thioglykolsäure und α-Thiomilchsäure auch in Gegenwart anderer eiweisshaltiger Lösungen statt, zum Beispiel von Bouillon. Sie beträgt hier 25—50 %. Diese Reaktion verläuft auch in neutraler und schwach saurer Lösung. Sie unterscheidet sich überdies dadurch von den anderen Oxydationen, dass sie durch Blausäure stark gehemmt wird. Die katalytische Oxydation und die Sauerstoffübertragung auf Acetonhefe ist gegen Blausäure unempfindlich, ebenso wie es ja die Acetonhefeatmung selbst ist.

7. Hexosephosphorsaures Natrium erregt die Atmung des gewaschenen Ultrafiltrationsrückstands vom Mazerationssaft und der gewaschenen Acetonhefe schwächer als der betreffende Extrakt, aber in wesentlichen Punkten übereinstimmend: 1. Die „Hexosephosphatatmung“ ist an die Intaktheit des „Atmungsenzyms“ gebunden und wird durch Kochen desselben aufgehoben. 2. Sie wird durch etwa die gleichen Urethankonzentrationen gehemmt wie die Atmung selbst. 3. Sie wird durch Methylenblau um das Mehrfache gesteigert. Glukose und Galaktose erregen die Atmung für sich nicht, ebensowenig wie Natriumphosphat. Zusammen mit Phosphat haben diese Zucker jedoch einen ähnlichen, wenn auch schwächeren Effeckt auf den Rückstand wie Hexosephosphat, offenbar weil es zu dessen Synthese kommt. Die Pentosen sind dagegen auch in Phosphatgegenwart wirkungslos. Anderseits ruft Fruktose und insbesondere nicht gereinigte „käufliche“ Fruktose eine sehr starke, aber rasch abklingende Atmungserregung hervor,

die nicht an die Gegenwart von Phosphat gebunden ist. Dadurch wird es nahegelegt, dass die der Fruktose ähnliche labile Form der Hexose, die bei der Spaltung des Phosphorsäureesters durch die Tätigkeit der Phosphatase entsteht, für die Atmungserregung durch Hexosephosphat verantwortlich ist.

8. Die Atmung des (unfiltrierten) Mazerationssaftes wird durch Hexosephosphat am Anfang wenig gesteigert, mit der Zeit immer stärker, da der sonstige Abfall der Atmung ausbleibt. Beträchtlicher ist von vornherein die Steigerung der Methylenblauatmung und Reduktion des Farbstoffs. Hier wirken aus naheliegenden Gründen Glukose, Galaktose und Fruktose ähnlich wie der Phosphorsäureester. Die Eigenoxydation des Kochsaftes wird durch Hexosephosphat nur ganz unbeträchtlich vermehrt, sehr erheblich aber in Gegenwart von Methylenblau. Endlich wird auch die Atmung ungewaschener Acetonhefe durch Hexosephosphat gesteigert und noch stärker die Methylenblauatmung.

Die Entstehung der Unterbrechungstöne bei Lochsirenen.

Von

Dr. **E. Koch**, Kiel.

(Mit 8 Textfiguren.)

Aus allem, was man als „Unterbrechungstöne“ bezeichnet hat, wählt die vorliegende Arbeit die beiden Gruppen aus, die man mit Hilfe der Lochsirenen erzeugen kann. Bei ihnen besteht der Vorzug, dass man die Versuche ohne grosse Mühe variieren kann. Wenn auch das Schlagen der Scheiben die Präzision der Versuchsbedingungen vielfach schädigt, so stört es die Erscheinungen doch nicht so sehr, dass jeder Einblick in die Entstehungsweise der Unterbrechungstöne ausgeschlossen würde.

I.

Die erste Gruppe der Töne, die wir untersuchen wollen, entsteht dadurch, dass auf einem Kreise periodisch immer nur eine bestimmte Anzahl von Löchern mit gleichem Abstand voneinander ausgeschlagen wird, während auf sie Zwischenräume, frei von Öffnungen, folgen. So teilte Dennert[1]) drei Kreise in 96 gleiche Teile und bildete auf dem ersten immer Gruppen von vier, auf dem zweiten solche von drei und auf dem dritten solche von zwei Öffnungen; zwischen den einzelnen Gruppen bestanden nichtdurchgeschlagene Bögen von derselben Länge, wie jene sie besassen. Der erste Kreis enthielt also 12, der zweite 16, der dritte 24 Perioden. Wurden sie einzeln angeblasen, so hörte man neben dem Hauptton bei langsamer Rotation zunächst Stösse, die bei grösserer Umdrehungsgeschwindigkeit „in Töne übergingen“. Dennert überzeugte sich durch Kontrollversuche, dass der Hauptton immer so viel Schwingungen hatte, als wenn gar keine Unterbrechung der Lochreihe stattfände, während die Schwingungszahlen für die tiefen Töne — die sogenannten Unterbrechungstöne — bei jeder Umdrehungsgeschwindigkeit der Periodenzahl der angeblasenen Kreise pro-

1) H. Dennert, Akustisch-physiologische Untersuchungen. Arch. f. Ohrenheilkunde Bd. 24 S. 171ff. 1887.

portional waren, sich also verhielten wie $1 : \frac{4}{3} : 2$. Dasselbe Resultat stellte sich ein, wenn er die Pausen wegliess und in jeder Periode zwei verschiedene Arten von Öffnungsdurchmessern benutzte. Trug z. B. der erste Kreis Perioden von vier grossen und vier kleinen, der zweite solche von drei grossen und drei kleinen, der dritte solche von zwei grossen und zwei kleinen Öffnungen, so hörte man neben dem Hauptton wiederum tiefere Töne im Verhältnis der Perioden auf jedem Kreis, also im Verhältnis $1 : \frac{4}{3} : 2$.

Die Überlegungen Dennert's — im wesentlichen der Inhalt der König'schen Theorie — sind infolge der Unbestimmtheit seiner Begriffe und der nur andeutenden Art der Darlegung nicht leicht wiederzugeben. Ihr Ausgangspunkt sind die Tonstösse, die man bei langsamen Umdrehungen der Scheibe hört. Gemeint sind damit die kurzen Toneindrücke, die jede Unterbrechungsperiode für sich hinterlässt und die durch Pausen von ihren Nachbarn getrennt sind. Diese Tonstösse, ein Produkt der Unterbrechung, sollen bei schneller Umdrehung „in einen Ton übergehen". Nach Dennert beantwortet das Ohr nicht nur regelmässige Schwingungen mit einer Tonempfindung, sondern auch solche, die „nicht einfach pendelartig sind". Diese merkwürdige Eigenschaft sucht er durch Beobachtungen über Geräusche dem Leser näher zu bringen. Er fand solche Geräusche nicht nur dann, wenn er die Öffnungen in unregelmässiger Weise auf der Kreisperipherie verteilte, sondern auch dann, wenn er Löchergruppen benutzte und bei ihnen entweder die Anzahl der Löcher in der Gruppe oder die Entfernung der Gruppen voneinander variierte.

Fasst man also seine Erörterungen zusammen, so kommen sie schliesslich darauf hinaus, dass das Ohr einmal auf die Einzelimpulse, wie sie durch die einzelnen Öffnungen erfolgen, mit einem Ton reagiert, daneben aber auch auf die komplizierten, durch Pausen abgegrenzten Lochgruppen.

In zwei Arbeiten[1]) nahmen K. L. Schäfer und O. Abraham die Versuche Dennert's wieder auf. Sie liessen zunächst seine Anordnung unverändert und fanden, dass die Unterbrechungstöne durch Resonatoren verstärkt wurden, besonders dann, wenn man sie dicht an die Scheibe gegenüber dem Anblaserohr hielt. Wurde die Geschwindigkeit der Scheibe eine andere, so hörte mit der veränderten Tonhöhe die Wirkung des Resonators auf. Als „empirische

1) Pflüger's Arch. Bd. 83 S. 207 ff. u. Bd. 85 S. 536 ff. 1901.

Regel" ergab sich, dass die Pausen des Haupttones „ohne Schaden für die Wahrnehmbarkeit des Unterbrechungstones durch Luftstösse von verschiedener Anordnung und Grösse" ausgefüllt werden können. Auch wenn die Verfasser Perioden aus grossen und kleinen Löchern herstellten, wobei die Anzahl beider innerhalb jeder Gruppe nicht wie bei Dennert's Versuchen gleich zu sein brauchte, bildete sich der Unterbrechungston deutlich aus und erwies sich wieder als verstärkbar durch Resonatoren. In diesen Tatsachen sehen die Verfasser den Beweis dafür, dass die Unterbrechungstöne objektiv als pendelförmige Komponenten in der durch Anblasen einer Lochreihe entstehenden Klangwelle enthalten sind, und dass kein Grund vorliegt, dem Ohre eine neue Fähigkeit zuzuschreiben[1]). Eine weitere Erklärung versuchen sie nicht.

Dagegen findet sich noch eine neue Auffassung dieser Art von Unterbrechungstönen bei F. A. Schulze[2]) und E. Waetzmann[3]). Sie nimmt von vornherein ihren Ausgangspunkt nicht von der Periode des Haupttones, sondern von der der Unterbrechungen. Unter Leitung dieses Gedankens führt Waetzmann folgendes Beispiel aus: „Wird z. B. ein Ton von der Schwingungszahl 200 20 mal pro Sekunde in der Weise unterbrochen, dass immer nach je fünf Schwingungen die nächsten fünf fortfallen, so ist die Periodenzahl dieses Vorgangs nicht mehr 200, sondern 20. Der tiefste Ton in dem entstandenen komplizierten Klang wird also ein Ton von der Schwingungszahl 20 sein, der sogenannte Unterbrechungston; der ursprüngliche Ton von der Schwingungszahl 200 tritt jetzt als neunter Oberton auf. Je nach den speziellen Versuchsbedingungen ist er mehr oder weniger stark. Diese Art der Ableitung der Variationstöne, zu denen wir als Spezialfall auch den Unterbrechungston zählen können, hat den Vorzug, dass sie mit dem früher von uns eingeschlagenen Weg zur Analyse einer komplizierten Schwingung identisch ist und uns deshalb am besten von dem Vorurteil befreit, als wären die Variationstöne, speziell der Unterbrechungston, mit dem Ohm'schen Gesetz und der Resonanztheorie des Hörens nicht vereinbar."

Man hat zunächst den Eindruck, dass durch solche Umkehrung der Problemstellung das Problem selbst verwischt wird. Wenn gefordert wird, dass die Unterbrechungsperiode als die objektiv gegebene,

1) K. L. Schäfer in Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 535.
2) Annal. d. Physik Bd. 26 S. 217 ff. 1908 u. Bd. 45 S. 283 ff. 1914.
3) Resonanztheorie des Hörens S. 130. 1912.

akustisch wirksame Grundperiode anzusehen sei, so wird gerade das Überraschende und Unerklärte an den Anfang gestellt. Wenn ferner der Hauptton zum Oberton des Unterbrechungstones gemacht, zugleich aber zugestanden wird, dass er auch ohne Mitwirkung des Unterbrechungstones auftreten muss, so ist man geneigt, die gegebene Deutung als einen Umweg zu betrachten. Trotzdem verdient diese Auffassung eine besondere Aufmerksamkeit, seitdem sie F. A. Schulze in den mitgeteilten Abhandlungen auf der breiten Grundlage fremder und eigener Versuche zu einer Theorie aller Unterbrechungstöne herausgearbeitet hat. Was von ihr für die vorliegenden Versuche in Frage kommt, ist von Waetzmann zum Ausdruck gebracht worden. Nur sei hinzugefügt, dass es ganz im Zuge dieser Gedanken liegt, wenn die Bezeichnung „Unterbrechungston" für den Ton, dessen Schwingungszahl gleich der Anzahl der Unterbrechungsperioden ist, abgelehnt wird.

Nahe verwandt mit der bisher besprochenen Art von Unterbrechungstönen ist die andere, die durch einen periodischen Wechsel der Lochdurchmesser entsteht. Schon R. König[1]) stellte drei Kreise mit 96 Löchern her, deren Durchmesser auf dem ersten 16mal, auf dem zweiten 12- und auf dem dritten 8mal von 1—6 mm zu- und wieder abnahmen. Blies er die Scheibe mit einer Röhre von 6 mm Durchmesser an, so hörte er bei langsamer Rotation auf allen Kreisen die Lochperioden als „gesonderte Stösse" neben dem Hauptton, dessen Schwingungszahl gleich der Anzahl der pro Sekunde vom Luftstrom durchsetzten Öffnungen war. Bei schnellerer Drehung gingen zuerst die 16, dann die 12, endlich die 8 Stösse „in einen Ton über". Dennert[2]) wiederholte den Versuch genau in derselben Weise mit demselben Erfolg.

Bei der Erklärung dieser Tongruppe ist die allgemeine Voraussetzung die, dass Intensitätsschwankungen des Haupttones ihre Grundlage bilden. König lässt die „periodischen Schwingungsmaxima" bei genügender Anzahl in einen Ton übergehen. Wieder hat das Ohr die Fähigkeit, nicht nur auf die Einzelimpulse zu reagieren, sondern daneben auch auf die Maxima. Dennert setzt die Intensitätsschwankungen in Parallele zu den Intermittenzen und kommt im wesentlichen zum selben Ergebnis. F. A. Schulze und Waetzmann dagegen sehen in der Periode der Durchmesser die Grundperiode,

1) Poggendorff's Ann. Bd. 157 S. 177 ff. 1876, dazu K. L. Schäfer's Bericht in Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 535.

2) a. a. O.

während der Hauptton wieder als Oberton erscheint. K. L. Schäfer und O. Abraham endlich begnügen sich damit zu betonen, dass auch der jetzt in Frage stehende Ton durch Resonatoren verstärkt werde, also physikalischen Ursprungs sei.

II.

Wir stellen nun einige Punkte zusammen, deren Besprechung durch die im übrigen einfache Versuchsanordnung nahegelegt wird.

Es wurden Scheiben der bisher erwähnten Art aus Zink und Karton benutzt. Das Anblasen besorgte in den meisten Fällen eine manometrische Flamme. Mit der Scheibe war ein rotierender Spiegel verbunden, dessen spiegelnde Flächen bis auf eine abgeblendet waren.

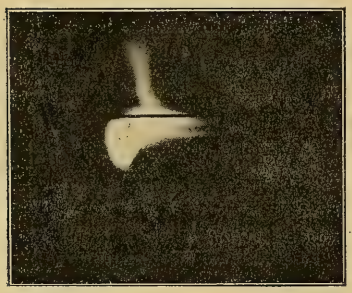


Fig. 1.

An der Flamme[1]), die unter einer rotierenden Scheibe steht, unterscheidet man einen Schweif unter der Scheibe und eine Säule über ihr (Fig. 1). Die Säule ist gegenüber dem Schweif verschoben, und — wie man sich leicht überzeugen kann — um so mehr verschoben, je grösser die Umdrehungsgeschwindigkeit ist. An ihr fällt zudem die etwas geneigte Lage auf.

Befindet sich zunächst noch keine Öffnung über der Flamme, so werden ihre Teilchen von dem Luftstrom, den die Scheibe mit sich führt, mit fortgerissen. Ja, die Luft dringt in die der Scheibe am nächsten liegenden Schichten der Flamme teilweise ein, und das setzt sich unter und über der Scheibe fort, wenn eine Öffnung eben anfängt, über der Flamme zu erscheinen. Erst nach einiger Zeit hat der Druck der brennenden Gase die Luftschicht überwunden und ihnen den Durchtritt erzwungen. Während ihres Aufsteigens über der Scheibe rückt die Öffnung stetig vor. Die nachfolgenden Gasteilchen treten also immer etwas weiter, im Sinn der Drehung verschoben, durch die Öffnung. Der seitliche Druck, unter dem die zuerst durchgetretenen Teilchen in den höheren Schichten stehen, ist verhältnismässig gering, da die Geschwindigkeit der mit-

1) Die Entstellung, die das Bild infolge des Schlagens der Scheibe erfuhr, ist wohl ohne weiteres kenntlich.

gerissenen Luft mit der Höhe über der Scheibe sehr bald abfällt. So kommt es, dass nicht nur die Säule als Ganzes im Sinne der Drehung verschoben wird, sondern auch ihr Fuss eine besondere Neigung aufweist.

Nicht zum Ausdruck kommt im Bild die zerrissene Form der Säule. Sie ist nicht nur dadurch bedingt, dass die mitgerissenen Luftströme stets gegen die aufsteigenden Gasteilchen prallen, sondern auch dadurch, dass der Durchtritt der Teilchen sich unter teilweise sehr verschiedenen Geschwindigkeiten vollzieht.

Davon erhält man wohl den besten Eindruck, wenn wir die Resultate mitteilen, die eine Messung der Geschwindigkeit der Luftteilchen in den verschiedenen Höhen über der Scheibe ergab. Sie wurden mit Hilfe der Abkühlung gewonnen, die ein sehr dünner, von einem elektrischen Strom durchflossener Platindraht in der Luftströmung erfährt[1]). Dieser Draht mit einem Durchmesser von 0,05 mm und von ungefähr 2,33 mm Länge war zwischen schmalen Ausläufern kleiner Kupferbleche festgelötet. Von ihm führte eine Zweigleitung zur ersten Rolle eines Differentialgalvanometers. In der Hauptleitung war eine Strecke abgegrenzt, die ungefähr denselben Widerstand besass wie der Platindraht. Von ihr wurde ein Zweig zur zweiten Rolle des Galvanometers geführt. In beiden Zweigleitungen befanden sich Widerstände, die die Empfindlichkeit der Vorrichtung regulierten. Tauchte nun der nicht ganz bis zur Rotglut erhitzte Platindraht in den Luftstrom über der Scheibe ein, so machte die Nadel einen kräftigen Ausschlag. Durch die beträchtliche Abkühlung hatte sich im Platindraht der Widerstand verringert, während er in der abgegrenzten Strecke unverändert geblieben war. Die Eichung wurde mit einem Gasausströmungsapparat vollzogen.

Höhe über der Scheibe mm	Geschwindigkeit im Abstande r von der Achse		
	$r = 30$ mm	$r = 60$ mm	$r = 90$ mm
0—0,75	68% (0,68 m sec^{-1})	—	—
—1,0	51 %	42 %	48 %
—1,25	37 %	32 %	37 %
—1,5	27 %	24 %	31 %
—1,75	21 %	19 %	21 %
—2,0	16 %	14 %	17 %
—2,25	12 %	9 %	13 %
—2,5	9 %	7 %	10 %
—2,75	7 %	4 %	7 %

1) Vgl. dazu A. Oberbeck, Ann. d. Phys. u. Chemie Bd. 56 S. 397 ff. 1895.

Bei jedem der drei gewählten Abstände des Platindrahtes von der Achse wurde die Umdrehungsgeschwindigkeit des Motors besonders gemessen. Die Werte lagen sehr nahe zusammen. Um aber sofort über den Grad der erreichten Genauigkeit zu orientieren, bringt die Tabelle die Zahlen, die die Geschwindigkeit der Luftteilchen in Prozenten der Geschwindigkeit des unter ihnen liegenden Scheibenpunktes angeben. Da das Schlagen der Scheibe nicht abgestellt werden konnte, so sind die Schwankungen nicht unerheblich. Aus demselben Grunde fehlen auch die Werte für die Schichten unmittelbar über der Scheibe. Immerhin tritt ein Wachsen der Geschwindigkeiten mit dem Abstand von der Achse hervor, und man kann weiter sagen, dass schon in 1 mm Höhe über der Scheibe die Geschwindigkeiten nur noch 50 % der Scheibengeschwindigkeit betragen. Wenn also der Flammenschweif von den Luftströmen mitgerissen wird, so hat man sich auch in ihm die einzelnen Schichten in sehr verschiedenen Bewegungszuständen zu denken. Treten sie nun durch die Scheibenöffnungen durch, so bieten sie den einstürmenden Luftströmen verschiedene Widerstände dar; dadurch erhält die Form der Flammensäule etwas Zerrissenes.

Es sei noch hinzugefügt, dass in allen Fällen die Platinstrecke in Richtung des Radius aufgestellt war. Die Anordnung konnte vorläufig nicht stabil genug gemacht werden, um den Einfluss der Zentrifugalkraft auf die Teilchen zu messen. —

Die folgenden Bemerkungen beziehen sich auf die Auflösung der Vorgänge in der Flamme durch den rotierenden Spiegel. Lässt man eine beiderseits reflektierende Fläche *ss* um die Achse *O* im Abstande *r* rotieren und konstruiert man die Bildpunkte der Lichtquelle *L*, so erhält man zwei Pascal'sche Schnecken *A* und *B* mit einem Knoten in *L*. *A* wird von den Fusspunkten der Lote geliefert, die von *L* auf die reflektierende Fläche in ihren verschiedenen Stellungen gefällt sind; *B* ist die Kurve der Bildpunkte selbst.

Jede Pascal'sche Schnecke lässt sich auf bequeme Art als Konchoide mit einem Kreis als Basis konstruieren. Für die Kurve *A* ist *LO* der Durchmesser der Kreisbasis. Zieht man von *L* aus Strahlen unter allen möglichen Winkeln und trägt von ihren zweiten Schnittpunkten mit der Kreisbasis *r* nach beiden Seiten auf ihnen ab, so lässt sich beweisen, dass die erhaltene Kurve mit der Fusspunktkurve des Kreises *O* (*r*) in bezug auf den Pol *L* zusammen-

fällt[1]). Bezeichnet man OL mit l und macht es zur Achse eines Koordinatensystems mit dem Doppelpunkt L als Anfangspunkt (Fig. 2), so erhält man im Anschluss an die Konstruktion als Gleichung von A sofort

$$\varrho = l \cos \vartheta + r \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

und nach kurzer Umformung

$$(x^2 + y^2 - lx)^2 = r^2 (x^2 + y^2) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

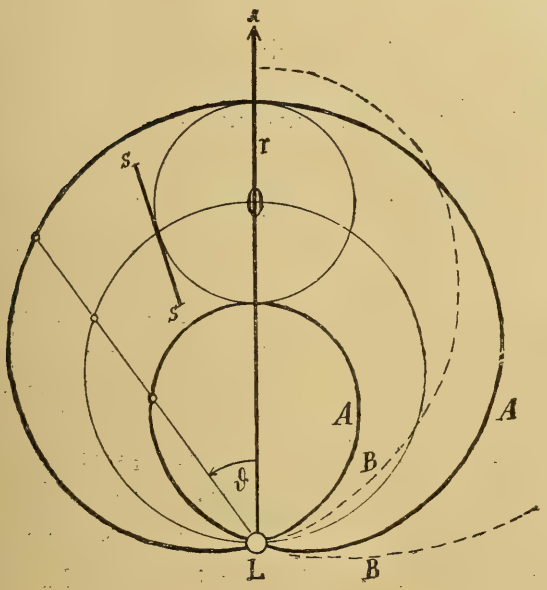


Fig. 2.

Fig. 2 enthält auch einen Teil der Kurve B. Man gewinnt sie aus A, indem man jeden Radiusvektor verdoppelt. Dadurch verdoppelt sich aber auch die Entfernung der beiden Kurvenpunkte, die auf jedem Radiusvektor liegen, und der Durchmesser der Kreisbasis. Man kann deswegen B als Fusspunktkurve eines Kreises O_1 ($r_1 = 2r$) in bezug auf den Pol L auffassen, wenn man $O_1 L = 2\,OL$ macht. Ihre Gleichungen erhält man, indem man in (1) und (2) l und r durch $2l$ und $2r$ ersetzt. Man wird leicht finden, dass sowohl bei A als auch bei B die äussere und innere Schleife mit-

1) Vgl. G. Loria, Spezielle algebraische und transzendente Kurven, übersetzt von Fr. Schütte, S. 137. Leipzig 1902.

einander denselben Winkel bilden, nämlich den, unter dem die Kreise $O(r)$ bzw. $O_1(r_1)$ von L aus erscheinen.

Wir bestimmen nunmehr die Geschwindigkeit eines Punktes auf B, wenn r die Geschwindigkeit ω besitzt. Wenn der Radius mit dem Spiegel sich um den Winkel $d\vartheta$ dreht, so auch der Radiusvektor der Kurve. Bezeichnet ds das Bogendifferential, so wird also

$$\frac{ds}{dt} = \frac{ds}{d\vartheta} \cdot \frac{d\vartheta}{dt} = \frac{ds}{d\vartheta} \cdot \omega.$$

Es ist aber

$$ds = \sqrt{\varrho^2 + \left(\frac{d\varrho}{d\vartheta}\right)^2}\, d\vartheta,$$

also $$\frac{ds}{dt} = 2\omega\sqrt{l^2 + r^2 + 2lr\cos\vartheta}.$$

Fig. 3 gibt einen Überblick über den Verlauf von v. In ihr ist $r = 1, l = 4, \omega = 0{,}5$ angenommen.

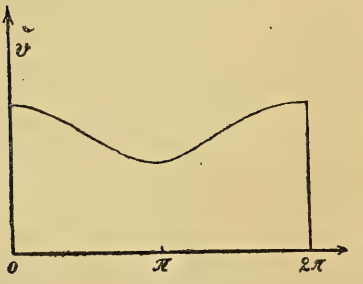


Fig. 3.

Wird r kleiner, so rücken innere und äussere Schleife der Kurve B — von A sehen wir im weiteren ab — immer mehr aufeinander zu, bis sie für $r = o$ beide mit der Kreisbasis, deren Durchmesser $LO_1 = 2l$ ist, zusammenfallen. Die Polargleichung für B lautet dann $\varrho = 2l\cos\vartheta$, und ferner ist $v = \frac{ds}{dt} = 2l\omega$. Da wir in diesem Fall auch sagen können $\frac{ds}{dt} = l\omega_1$, so ist $\omega_1 = 2\omega$. Der Bildpunkt beschreibt also einen Vollkreis, wenn r mit dem rotierenden Spiegel eine halbe Umdrehung vollzieht[1]). Ähnlich beschreibt ein Punkt der Kurve B im Fall $r > o$ die Hälften einer äusseren und inneren Schleife, wenn r sich um π dreht.

Nimmt l ab, so schrumpft die innere Schleife der Pascal'schen Schnecke zusammen. Für $l = r$ erhält man entsprechend der Gleichung $\varrho = 2r(1 + \cos\vartheta)$ eine Kardioide mit einer Spitze in L. Bei der gebräuchlichen Anordnung kommt dieser Fall ebensowenig

1) Vgl. Wheatstone, Über die Dauer des elektrischen Lichtes. Poggendorff's Ann. Bd. 34 S. 464 ff. 1835.

in Betracht wie der andere, bei dem $l < r$ ist und die Kurve in L einen isolierten Punkt hat.

Befindet sich das Auge seitlich von L, so überblickt es im Spiegel nur einen Teil der gegenüberliegenden inneren Schleife von B. Dessen Grösse ist — wie schon erörtert wurde — einmal abhängig von l und r, dann von der Grösse des Spiegels und endlich von der Stellung des Auges. Wir wollen nur noch kurz beschreiben, wie man in jedem Fall diesen Teil findet. Wenn man die innere Schleife punktweise zeichnet, ziehe man zugleich vom Ort des Auges aus nach dem gewonnenen Punkte Strahlen, die den Spiegel in seinen verschiedenen Stellungen durchstossen. Diese Durchstossungspunkte bilden wieder eine Kurve, die sich nach dem einmal eingeschlagenen Konstruktionswege durch L und den Ort des Auges fortsetzen lässt. Schlägt man um O ausser dem Kreis mit r noch einen zweiten, konzentrischen, der die Breite des Spiegels als Sehne fasst, so schneidet er die Kurve der Durchstossungspunkte zweimal. Man zieht durch die Schnittpunkte vom Augenort aus Strahlen; sie grenzen dann auf der inneren Schleife den Bogen ab, den man beim Rotieren des Spiegels überblickt. —

Scheibe und Spiegel haben, wie immer in unsern Versuchen, dieselbe Achse. Die Flammensäulen erscheinen als ruhende Eindrücke. Dabei zeigen sie im Spiegelbilde eine Neigung gegenüber der Vertikalen, die dem Umdrehungssinn des Spiegels entgegengesetzt gerichtet ist und mit der Umdrehungsgeschwindigkeit wächst. Die Erscheinung beruht darauf, dass die brennenden Teilchen eine gewisse Zeit gebrauchen, um ihren Weg zurückzulegen. In dieser Zeit beschreibt der Spiegel einen grösseren oder kleineren Winkel, und es sind immer neue Spiegelelemente, die die Reflexion der Lichtstrahlen ins Auge bewerkstelligen. Man kann die Flammenhöhe, die Rotationszeit des Spiegels und den Winkel, den der Spiegel während des Aufsteigens der Gase zurücklegt, messen und hat damit alle Daten in der Hand, um die Geschwindigkeit der Gasteilchen zu berechnen [1]).

1) Ein bequemes Objekt für solche Messungen bietet der Gaskegel eines Teclubrenners. Seine oft intensiv gefärbten Stromfäden wurden in ihrem Verlauf auf einer Glasscheibe, die mit einer leichten Gelatineschicht überzogen war, nachgezeichnet, und im Anschluss hieran wurden in den einzelnen Phasen die Geschwindigkeiten bestimmt. Auch die König'schen Flammenbilder zeigen derartige Neigungen. Über die Vorsicht, die man bei deren Deutung üben muss, unterrichtet W. A. Nagel, Arch. f. Physiol. Supplbd. S. 62ff. 1905.

III.

Wir lassen eine Scheibe rotieren, bei der nach zwei Öffnungen stets die dritte fehlt (Fig. 4a), und stellen unter sie eine manometrische Flamme. Sofort hört man den Hauptton, den die Scheibe dann ergeben würde, wenn in jeder Unterbrechungsperiode auch die dritten Öffnungen vorhanden wären, und daneben einen tiefen Ton, dessen Schwingungszahl pro Sekunde dreimal kleiner ist, also in unmissverständlichem Ausdruck: die Töne 3 und 1.

Man hat in zahlreichen Versuchen gefunden, dass im allgemeinen zwei Schwingungen, selbst wenn sie sich nicht wiederholen, genügen, um uns einen Ton erkennen zu lassen. Deutlicher wird die Tonhöhe hervortreten, wenn derartige Doppelimpulse — wie bei unsrer Anordnung —, nur durch kurze Pausen getrennt, schnell aufeinander folgen. Man hat weiter gefunden, dass aus einem Wellenzuge in der eingestrichenen Oktave drei, in den höheren fünf Schwingungen fortfallen können, ohne dass die Glätte des Toneindrucks aufhört. Deshalb wird man in unsern Versuchen zugleich erwarten, dass der Hauptton 3 ohne Rauhigkeit abläuft[1]).

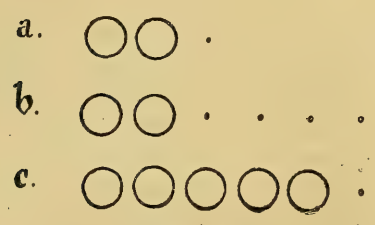


Fig. 4a—c.

Wir führen nun ein einfaches Hörrohr mit enger Öffnung ($\sim$1 mm im Durchmesser) in die Flamme und horchen ihre einzelnen Teile ab. An der Spitze der Flammensäule hat man einen knarrenden Gehörseindruck, der sich etwas weiter nach unten zu einem kräftigen Ton 1 entwickelt. Je mehr das Hörrohr sich der Scheibe nähert, um so deutlicher gesellt sich Ton 3 zu ihm, um unmittelbar über der Scheibe zu dominieren. Das Ergebnis des Abhorchens stimmt gut mit der Beobachtung von Schäfer und Abraham zusammen, die fanden, dass der Resonator besonders kräftig ansprach, wenn man ihn dicht an die Scheibe gegenüber dem Anblaserohr brachte. Nur unterscheiden sie nicht die höheren Schichten von den tieferen.

Sucht man eine weitere Aufklärung im rotierenden Spiegel, so fällt sofort auf, dass die zwei Flammensäulen jeder Unterbrechungsperiode eine verschiedene Höhe über der Scheibe haben: die erste ist niedriger als die zweite, wenn wir im Sinn der Rotation

1) Vgl. Schäfer in Nagel's Handb. d. Physiol. S. 501 ff.

zählen. Damit ist wenigstens in allgemeinen Umrissen über die Entstehung des Unterbrechungstones entschieden. Während jeder Unterbrechungsperiode taucht der oberste Flammenteil nur einmal auf, während in den der Scheibe näher gelegenen Schichten der Flammensäule zwei Impulse erfolgen mit einem Intervall, das gleich einem Drittel der Unterbrechungsperiode ist. Der Unterbrechungston entsteht also auf dieselbe Art und Weise wie der Hauptton, nämlich durch eine bestimmte Anzahl von Impulsen, die pro Sekunde erfolgen. Was zunächst überrascht, ist die Tatsache, dass die zweite Flammensäule einem doppelten Zweck dienen kann. Mit ihrem oberen Teil erzeugt sie in einem relativ abgegrenzten Raumstück den Unterbrechungston, mit ihrer unteren Schicht fügt sie in einem ebenso abgegrenzten Raumstück dem schon erfolgten ersten Impuls einen zweiten hinzu, der zur Entstehung des Haupttones nötig ist.

Das Überwiegen der zweiten Flammensäule erklärt sich folgendermassen. Treten die von der Scheibe und ihren Luftströmen zunächst mitgerissenen Gasteilchen durch die erste Öffnung, so ziehen sie die bereits voraufeilenden Reste der Flamme unter der Scheibe zurück. All diesen Teilchen gelingt es nicht, durch die Öffnung zu treten. Die zurückbleibenden haben aber wenigstens eine Verzögerung erfahren, und die ermöglicht es dem Gasdruck, durch die zweite Öffnung eine grössere Gasmenge hindurchzutreiben als durch die erste. Auf die zweite Öffnung folgt eine Brücke bis zum Beginn der zweiten Unterbrechungsperiode. Durch sie werden die Gasteilchen von neuem für einen längeren Zeitraum mitgerissen und beschleunigt. Ihre Geschwindigkeit wächst wieder auf denselben Betrag, den sie zu Beginn der ersten Periode hatte, und das Spiel kann sich wiederholen. Der Grund für die Entstehung des Unterbrechungstones liegt also in der Ungleichmässigkeit oder Störung, die die Scheibe mit ihren Öffnungen und Pausen in den Wirkungsgrad der Reibung hineinbringt.

Am besten beobachtet man die Erscheinung der ungleichen Flammenhöhen bei langsamer Drehung. Wächst die Umdrehungsgeschwindigkeit, so nimmt die Höhe beider Flammensäulen ab, und eine Verschiedenheit beider ist schliesslich nicht mehr mit dem Auge zu konstatieren. Nur einen geringen Anteil an dieser Veränderung hat die

Abkühlung, die die schneller herbeigeführten Luftströme bewirken[1]). Ausschlaggebend ist vielmehr der Umstand, dass die Öffnungen jetzt nur eine kurze Zeit über der Flamme verbleiben und den Teilchen die Möglichkeit, durch sie hindurchzutreten, sehr bald genommen ist, ferner der Umstand, dass die Reibung während der Pause infolge der grösseren Geschwindigkeit der Brücke keine Zeit findet, die Geschwindigkeit der Teilchen wesentlich zu steigern. Trotz dieser Beeinträchtigungen unterscheidet das Ohr mit dem Hörrohr noch zwei Schichten, eine tiefere für den Hauptton 3 reservierte und eine höhere für den Unterbrechungston 1. Beide Schichten nehmen jetzt eine geringere Höhe über der Scheibe ein; mit abnehmender Geschwindigkeit dehnen sie sich weiter nach oben aus, doch so, dass die untere stets unmittelbar über der Scheibe ansetzt. Von dieser Ausdehnung nach oben kann man sich durch folgende Versuche überzeugen. Man stelle das Hörrohr in einem Punkte der Flammensäule fest, an dem bei schneller Rotation nur der Unterbrechungston wahrzunehmen ist. Verlangsamt man den Umlauf der Scheibe, so taucht neben ihm allmählich der Hauptton auf. Oder man suche bei schneller Rotation den Punkt auf, in dem der Unterbrechungston eben nicht mehr wahrgenommen wird. Eine kleine Verzögerung der Scheibengeschwindigkeit lässt ihn sofort deutlich werden. Zu diesen Versuchen, die auch im umgekehrten Sinn angestellt werden können, gehört eine gewisse Übung. Wenn man sich mit dem Kopf in ziemlicher Nähe der Scheibe befindet, kann man nicht immer entscheiden, welche Eindrücke man durch das Rohr, welche man auf anderem Wege erhält. In solchen Fällen verhilft eine geringe Verschiebung des Hörrohrs zu einem sicheren Urteil. Die kleine Veränderung, die dadurch der zugeleitete Eindruck erfährt, gibt der Aufmerksamkeit einen Anhaltspunkt, über das zu urteilen, was vorher in ihm vorhanden war oder ihm fehlte[2]).

Während bisher die Pause nur ein Drittel der Unterbrechungsperiode betrug, lassen wir sie jetzt anwachsen, so dass sie einen grösseren Bruchteil jener Periode einnimmt. Die Anzahl der Öffnungen betrage weiterhin 2 (Fig. 4b). Wiederum hört man den

1) Für gewöhnlich wurde die Flammensäule durch eine Glasplatte vor zu starker Beeinflussung durch die Luftströme geschützt.

2) Auf andere naheliegende Vorsichtsmassregeln — Verschluss eines Ohres, Verlängerung des Schlauches usw. — gehen wir nicht ein, da eine Nachprüfung auch ohne sie möglich ist.

Hauptton, wie er bei ungestörter Fortsetzung der Öffnungen auftreten müsste, und den Unterbrechungston mit einer Schwingungszahl, die gleich der Anzahl der pro Sekunde stattfindenden Unterbrechungen ist. Der Hauptton hört sich dabei um so rauher und heiserer an, je länger die eingeschobenen Pausen werden; der Unterbrechungston ist deutlich und kräftig entwickelt. Die langen Pausen, die im Verein mit der geringen Zahl der Impulse der Bildung des Haupttons zu einem deutlichen und glatten Eindruck im Wege stehen, fördern die Ungleichmässigkeit in der Geschwindigkeit der Gasteilchen vor und nach der ersten Öffnung und damit den Unterbrechungston [1]).

Umgekehrt ist es, wenn in einer Unterbrechungsperiode die Anzahl der Öffnungen auf Kosten der Pausen vermehrt wird (Fig. 4c). Der Hauptton gewinnt jetzt an Deutlichkeit und Glätte, der Unterbrechungston tritt ihm gegenüber zurück. Wir gehen davon aus, dass während der kurzen Pause die Gasteilchen eine Beschleunigung erfahren haben. Nach ihrem Durchtritt durch die erste Öffnung sind sie verzögert und treten mit einer höheren Kuppe durch die zweite Öffnung durch. Vor der dritten und jeder folgenden werden sie nun aber ungefähr im selben Bewegungszustand sich befinden wie vor der zweiten. Es bleiben also die erhöhten Kuppen beim dritten und bei jedem folgenden Durchtritt erhalten, und sie müssen ebenso wie die unter ihnen liegenden Schichten den Hauptton verstärken. Wenn nun auch niemals eine absolute Gleichheit in den Kuppenhöhen bestehen wird, so kommt es doch auch zu keinem ausgeprägten Übergewicht einer einzigen Flammensäule. Der Unterbrechungston wird jedenfalls in seiner Entwicklung stark gestört, zumal dann, wenn die Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe so gross gewählt wird, dass während der Pausen eine Beschleunigung der Gasteilchen infolge der Kürze der Zeit kaum einsetzen kann.

Unter Umständen bewirkt der Unterbrechungston eine Periodisierung, die zwei verschiedenartige und stets abwechselnde Gruppen von Öffnungen und Pausen zusammenfasst. So hört man bei einer Anordnung, wie Fig. 5a sie zeigt, den Hauptton, geradeso als ob gar keine Pausen vorlägen, und den Unterbrechungston mit

1) L. Hermann (Pflüger's Arch. Bd. 146. 1912) fand, dass bei Scheiben, die vor Stimmgabeln rotierten, sich der Unterbrechungston erst dann einstellte, wenn der Abstand der Löcher gross genug im Verhältnis zu ihrem Durchmesser war. Dabei liegt wohl mehr als eine blosse Parallele vor.

einer fünfmal geringeren Impulszahl, also Ton 5 und 1. Das Spiegelbild klärt sofort den Tatbestand auf. Von den beiden unmittelbar nebeneinanderliegenden Flammensäulen ist die zweite, wenn man im Sinn der Scheibendrehung zählt, deutlich höher als ihre Nachbarin und auch höher als die vereinzelte Flammensäule. Man braucht nur eine günstige Umdrehungsgeschwindigkeit zu wählen, um davon einen sinnfälligen Eindruck zu bekommen. Bei schnellerer Umdrehung, bei der der Augenschein versagt, konstatiert das Hörrohr im oberen Teil der Flammensäule den Unterbrechungston, unmittelbar über der Scheibe den Hauptton. Dass auf die ganze Periode

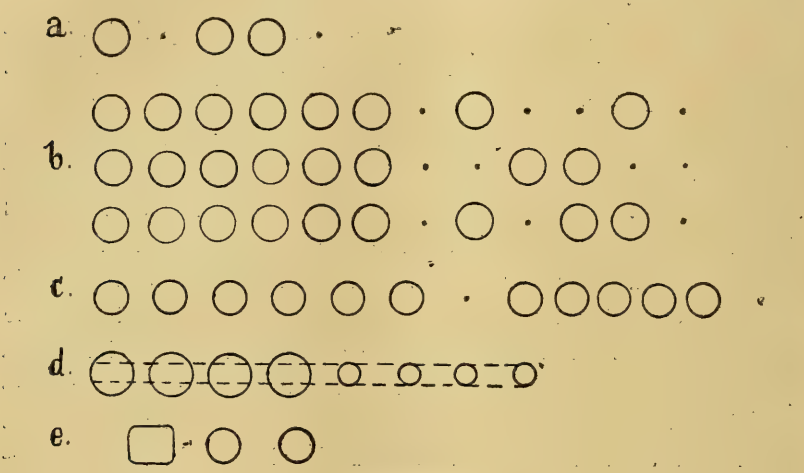


Fig. 5 a—e.

nur eine Kuppenerhöhung fällt, ist nach unsern früheren Bemerkungen selbstverständlich. Sind die Gasteilchen nämlich durch die erste der beiden zusammenliegenden Öffnungen hindurchgetreten, so ist ihre Geschwindigkeit im Sinn der Drehung verhältnismässig gering, wenn sie vor die zweite Öffnung gelangen. Der Gasdruck treibt sie also höher als früher. Nun folgt wieder eine Pause mit einer Beschleunigung der Teilchen; infolgedessen erreichen sie über der isolierten Öffnung nur eine geringe Höhe. Letztere könnte ganz fehlen, ohne dass sich am Eindruck etwas Wesentliches ändern würde.

Das ist im Grunde genommen die von Schäfer und Abraham gefundene Regel, nach der in die Pausen Luftstösse eingefügt werden können, ohne dass der Unterbrechungston wegfiele. Wir können ihr den Charakter einer „nur“ empirischen Regel nehmen und betrachten zu diesem Zwecke eine Auswahl aus den Anord-

nungen, die Schäfer und Abraham selbst mitteilen (Fig. 5b). Benutzt man Perioden der Art, wie sie in der ersten Zeile vorliegen, so sind nach der bisherigen Erklärungsweise über den beiden isolierten Öffnungen nur kleine Erhebungen der Flammenkuppen möglich. Eine Störung des Unterbrechungstons kann also nicht eintreten. Nicht so einfach zu erledigen sind die folgenden Zusammenstellungen. Sie enthalten in den Pausen zwei aufeinanderfolgende Öffnungen, von denen die zweite — wenn man im Drehungssinn zählt — stets eine erhöhte Flammensäule über sich aufweisen wird. Aber auch sie kann den Unterbrechungston nicht beeinträchtigen. Da nur zwei Öffnungen nebeneinanderliegen, wird die Geschwindigkeit der Gasteilchen im Sinn der Drehung vor der zweiten Öffnung immer noch etwas grösser sein als vor einer der ersten sechs Öffnungen, die durch die wiederholte Möglichkeit des Durchtritts eine stärkere Verzögerung der Teilchen herbeiführen. Bei allen Kombinationen wird man Ton 1 und 12; beide durch die ersten sechs Öffnungen gesichert, erwarten müssen. Die Perioden, die durch die eingestreuten Impulse innerhalb der Pausen abgegrenzt werden, können nur unbedeutende Nebeneindrücke zu jenen hinzufügen. Etwas anderes ist es schon, wenn die in den Pausen eingeschobenen Impulse eine Periodik besitzen, die der ursprünglichen gegenüber fremd ist. Würde man z. B. in der Pause der ersten Anordnung zwischen den beiden isolierten Impulsen nicht zwei, sondern noch drei andere in gleichem Abstande voneinander anbringen, so erhielte man neben dem Unterbrechungston 1 und dem Hauptton 12 noch die höhere Quart, den Ton 16 (Fig. 5c)[1].

Statt der Pausen kann man Öffnungen mit kleinerem Durchmesser wählen, wenn man Unterbrechungstöne erzeugen will (Fig. 5d). Wir könnten uns damit begnügen, darauf hinzuweisen, dass zwischen beiden nur ein gradueller Unterschied besteht, dass die Verzögerung, die die Teilchen durch die kleinen Öffnungen erfahren, nur geringfügig und in diesem geringem Maasse nicht einmal bei allen Teilchen gleich gross ist. Doch wir können die Vorgänge noch mehr im einzelnen fassen. Wir denken uns über allen Öffnungen die zugehörigen Flammenzylinder und legen an die kleineren von ihnen Tangentialebenen, die von den großen nach beiden Aussenseiten hin Segmente abschneiden. Für sich allein ergeben diese Segmente

1) Mit einer ähnlichen Anordnung wurde in gewissen Oktaven auch der sogenannte Zwischenton vernommen; seine Lokalisation misslang vorläufig.

Ton 8 und 1 — den Hauptton 8, weil vier Impulse für die Hälfte der Periode vorliegen, den Unterbrechungston 1, weil jeder Impulsreihe eine Pause folgt. Alles, was früher zur Erklärung des Unterbrechungstones gesagt wurde, gilt auch hier. Ebenso erhält man von den zwischen den Parallelebenen liegenden mittleren Schichten der Zylinder beide Töne. Auch bei ihnen besteht der eigentliche Unterbrechungseffekt, das heisst dadurch, dass die Brücken zwischen den ersten vier Öffnungen kleiner sind als zwischen den letzten, wird eine Ungleichheit im Bewegungszustande der Gasteilchen vor den Öffnungen erzielt. Infolgedessen fallen auch die Höhen der Flammensäulen verschieden aus. Es kommt aber ein Nebenmoment hinzu, das selbst nichts mit der Unterbrechung zu tun hat und doch auch den Ton 1 zu erzeugen vermag. Denken wir uns eine Periode nach Art der Fig. 5e. Vor und nach der ersten Öffnung enthält sie kleine Brücken, eine grössere zwischen der zweiten und dritten. Die Höhen der Flammensäulen über den beiden ersten Öffnungen werden jedenfalls grösser ausfallen als die über der dritten. Zugleich aber steht den Teilchen vor der ersten Öffnung eine verhältnismässig lange Zeit zum Durchtritt zur Verfügung, da ihr Längendurchmesser die der andern Öffnungen übertrifft. Dies Nebenmoment verstärkt die eigentliche Unterbrechungswirkung und lässt die Kuppe über der ersten Öffnung am grössten ausfallen. Werden die grossen Öffnungen in der Unterbrechungsperiode zahlreicher angebracht, so stört ihre Vielheit eine kräftige Entwicklung des Tones 1 aus demselben Grunde, den wir schon früher angaben. So wird also auch bei der Periode 5d der Hauptbeitrag zum Unterbrechungston von den äusseren Segmenten stammen. —

Mit den letzten Bemerkungen ist nun auch die Besprechung der zweiten Gruppe von Unterbrechungstönen vorbereitet.

Jede Periode enthalte Öffnungen von 4, 6 und 8 mm Durchmesser nach Art der Fig. 6a. Die Mittelpunkte der Öffnungen haben alle dieselbe Entfernung voneinander. Der anblasende Spalt hat eine Breite von wenigstens 8 mm. Wiederum denken wir uns über den Öffnungen die Flammenzylinder und legen an sie die Tangentialebenen. Wir können sofort sagen, was wir zu erwarten haben. Die äusseren Segmente des grössten Zylinders ergeben den Ton 1, wenn wir den Hauptton mit 5 bezeichnen. Dieser Ton 1 ist aber keine spezifische Unterbrechungswirkung, sondern nur eine Folge der getroffenen Anordnung: die äusseren Segmente

wirken während jeder Periode nur einmal als Impuls. Die folgenden Schichten, die den Öffnungen von 6 und 8 mm Durchmesser zugehören, werdend urch eine Pause unterbrochen, ergeben also den Hauptton 5 und zugleich den Ton 1 als Unterbrechungston. Bei ihnen wird der Unterbrechungseffekt durch das schon erwähnte Nebenmoment unterstützt, das mit der Unterbrechung selbst nichts zu tun hat. Wie man der Figur entnimmt, steht nämlich den Luftteilchen für den zweiten Durchtritt eine etwas längere Zeit zur Verfügung als für den ersten. Auch die mittleren Schichten endlich, bei denen alle Öffnungen in Betracht kommen, tragen aus denselben beiden Gründen zur Verstärkung der Töne 5 und 1 bei. Überschlägt man das Ergebnis, so darf man sagen, dass bei dieser zweiten Gruppe hauptsächtlich Nebenmomente bei der Bildung des Unterbrechungstones wirksam sind.

Davon, dass die gegebene Analyse der Vorgänge im grossen und ganzen zu Recht besteht, kann man sich schnell überzeugen. Führt man den anblasenden Spalt oder auch die manometrische Flamme langsam von aussen nach innen unter der Lochsirene her, so vernimmt man zunächst nur den Ton 1; allmählich gesellt sich ihm der Hauptton bei, um schliesslich wieder zu verschwinden. Oder man lasse den Spalt unter der Lochreihe ruhig stehen und horche die durchtretenden Luftmassen ab. Man macht dieselben Wahrnehmungen. Fig. 6 b gibt einige Modifikationen der Anordnung.

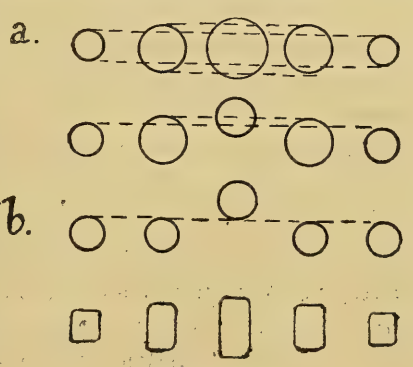


Fig. 6 a—b.

Aus der Analyse folgt zugleich, dass die Töne dieser zweiten Gruppe nur in beschränktem Maasse die Bezeichnung „Unterbrechungstöne“ verdienen. Die Hauptträger dieses Namens sind die Töne der ersten Gruppe.

IV.

Es hat sich folgendes herausgestellt.

Die Methode des Abhorchens der tönenden Flamme bestätigt die Ergebnisse, die Schäfer und Abraham mit den Resonatoren

erhielten. Ja, sie erlaubt darüber hinaus eine Abgrenzung der Stellen, an denen der Unterbrechungston in der Flamme entsteht. Die Auflösung im rotierenden Spiegel klärt über den eigentlichen Unterbrechungseffekt auf und lenkt die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der Reibung für seine Entstehung. Danach erfahren die Gasteilchen während der Unterbrechung der Lochreihe in den Pausen eine Beschleunigung, die sie durch die erste Öffnung nicht so hoch hindurchtreten lässt wie durch die zweite (oder eine folgende). Über der letzteren entsteht so ein Zuwachs, der während der Unterbrechungsperiode nur einmal als Impuls wirksam wird und den Unterbrechungston liefert. Die Vorbedingung für den eigentlichen Unterbrechungseffekt ist nur da gegeben, wo in eine Lochreihe regelmässig Pausen eingeschoben sind oder allgemeiner: wo eine Verschiedenheit der Brücken zwischen den Öffnungen besteht. In ausgezeichnetem Maasse ist das bei der ersten Gruppe der Fall.

Hierbei sind noch zwei Feststellungen bemerkenswert.

Zunächst ist zu berücksichtigen, dass es sich nicht um Bewegungen eines Massenpunktes oder eines Systems gekoppelter Massenpunkte handelt, sondern um Bewegungen stets wechselnder Massenteilchen, die eine grosse Verschiebbarkeit gegeneinander besitzen. Diese relative Unabhängigkeit der Teilchen gegeneinander erlaubt es der Anordnung und den wirksamen Kräften, in jeder Periode an bestimmten Stellen bestimmte Massen auftreten und dort allein zum Impuls werden zu lassen. Von diesen umgrenzten Stellen aus wird eine Wirkung auf das Ohr ebenso erfolgen wie von jeder andern, an der regelmässige Impulse stattfinden. Doch man kann noch einen Schritt weitergehen, ohne eine Kenntnis der dynamischen Vorgänge in der Flammensäule im einzelnen zu besitzen. Die Impulse nämlich, die von den Zuwüchsen in einem umgrenzten Raumteil ausgeübt werden, können keinen Beitrag zur Bildung des Haupttones liefern; sie können also auch nichts an seiner Intensität ändern. So ergibt sich der zunächst überraschende Satz, dass diese „Amplitudenänderungen“ nicht zugleich Intensitätsänderungen bedeuten, ob man nun dabei an die Intensität der physikalischen Vorgänge oder an die der Tonempfindungen denkt. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass in jeder Periode neben jenem Zuwachs, der den Unterbrechungston ergibt, andere Änderungen durch Anlagern neuer Schichten an schon vor-

handene einhergehen, die die Intensität des Haupttones beeinflussen. Man kann das schon aus der Periode 6a entnehmen. Die zwischen den mittleren und äusseren Segmenten liegenden Schichten weisen einmal den Unterbrechungseffekt auf, liefern zugleich aber auch den Hauptton 3. Da sie neue erregte Schichten zu den mittleren durch Anlagerung hinzufügen, verstärken sie deren Wirkung. Man denke sich nun die Zahl der Öffnungen mit veränderlichem Durchmesser in jeder Periode vermehrt. Man erkennt dann sofort, dass deutlich ausgeprägte Intensitätsänderungen des Haupttones zugleich mit einem Unterbrechungston auftreten können.

Damit sind die Gesichtspunkte für eine Kritik der Königschen Theorie gewonnen. König selbst beschäftigte sich, wie wir sahen, nur mit den Tönen der zweiten Gruppe; Dennert übertrug seinen Gedankengang, um eine Erklärung auch der eigentlichen Unterbrechungstöne zu gewinnen. Bei beiden dominiert die Vorstellung des schwingenden Massenpunktes. Nach König rufen die Schwingungsmaxima den Unterbrechungston hervor, nach Dennert die Intensitätsschwankungen bzw. bei der ersten Gruppe die „Intermittenzen". In jedem Fall aber hat das Ohr die merkwürdige Fähigkeit, nicht nur auf einfache Schwingungen zu antworten, sondern daneben auf ihre Maxima bzw. auf ganze Gruppen von Schwingungen. Im Grunde genommen beruht die Unzulänglichkeit dieser Erklärungsweise auf der Vorstellung vom schwingenden Massenpunkte. Überträgt man sie ungezwungen auf die Gasteilchen, so findet sich in der Tat nichts, was eine Grundlage für die Entstehung der Unterbrechungstöne bilden könnte, während bei Berücksichtigung der Verteilung der Massen an verschiedene Raumteile, wie sie während jeder Unterbrechungsperiode erfolgt, jedes Geheimnis fortfällt und jede Zusatzhypothese unnötig wird. Man wird auch nicht mehr von einem Schwingungsmaximum sprechen; Augenschein und Analyse ergeben in gleicher Weise statt dessen Flammenzuwüchse, die durch Übereinanderschichtung erreicht werden. Endlich können Intensitätsänderungen des Haupttones durch Anlagern neuer Schichten, die in der Periodik des Haupttones von Impulsen erregt sind, neben den Flammenzuwüchsen, die den Unterbrechungston ergeben, auftreten. Letztere tragen selbst zum Hauptton nichts bei. Damit wird der Annahme, die Intensitätsänderungen könnten „in einen Ton übergehen", der Boden entzogen.

Es ist nicht uninteressant, dass man auch bei den Differenztönen die in der letzten Bemerkung mitgeteilte Möglichkeit bestätigt gefunden hat. So teilt Waetzmann[1]) einen Versuch mit zwei Stimmgabeln auf Resonanzkästen von den Schwingungszahlen 700 und 640 mit. Er schreibt: „Man hört hier noch deutlich die Schwebungen zwischen den beiden Primärtönen und daneben einen sehr tiefen Differenzton, dessen Schwingungszahl vermittels einer Hilfsgabel gleich 60 gefunden wird. Die Annahme, dass die Amplitudenschwankungen als solche die Veranlassung für beide Hörphänomene sein sollen, ist mehr als unwahrscheinlich." Wie schon früher betont wurde, ist der kritische Zusatz durchaus berechtigt, — wenn man in seinen Überlegungen von der Vorstellung des schwingenden Massenpunktes als der beherrschenden ausgeht. Ob darin ein Wechsel eintreten kann, bleibt freilich abzuwarten.

Von besonderer Wichtigkeit ist die zweite Feststellung. Der Unterbrechungston ist ein primäres Produkt; sein Auftreten hat eine Reihe von sekundären Tönen zur Folge.

In der Literatur zeigt sich vielfach die Neigung, Tongruppen, deren physikalische Erklärung Schwierigkeiten bereitet, als Differenztöne irgendwelcher Komponenten eines akustischen Eindrucks hinzustellen. Gerade in unserm Zusammenhang gibt es ein naheliegendes Beispiel. Man erhält nämlich eine dritte Gruppe von Unterbrechungstönen, wenn man eine Lochscheibe vor einer Stimmgabel rotieren lässt und die Eindrücke untersucht, die man durch die Löcher der Scheibe erhält. Vielfach haben sich dabei die sogenannten Variationstöne $n + m$ und $n - m$ konstatieren lassen, wenn n die Schwingungszahl der Gabel, m die Anzahl der pro Sekunde an der Gabel vorbeilaufenden Scheibenlöcher bedeutet. Kombiniert man die Schwingungszahl eines Variationstones mit der des Primärtones n, so erhält man jedesmal als Differenz m; tut man dasselbe mit den Schwingungszahlen der beiden Variationstöne selbst, so erhält man als Differenz $2\,m$. Und so lautet der Schluss: „Wenn ein Primärton mit seinen beiden Variationstönen zusammen erklingt, so wird man, der Differenztonbildung günstige Verhältnisse selbstverständlich vorausgesetzt, geradezu mit Bestimmtheit erwarten müssen, dass der zweifach bedingte und eventuell durch seine

1) Resonanztheorie S. 115.

Oktave 2 *m* verstärkte Differenzton *m* hörbar sei[1])." Mit anderen Worten: es muss ein Ton auftreten, dessen Schwingungszahl der Anzahl der pro Sekunde stattfindenden Unterbrechungen des Wellenzuges gleich ist. Diese Erklärungsweise findet in den Ergebnissen unserer Versuche keine Stütze. Bei den von uns untersuchten Gruppen bedürfen die Unterbrechungstöne zu ihrer Entstehung keiner anderen Töne bzw. ihrer physikalischen Äquivalente. Sie sind unmittelbare Wirkungen der Anordnung, die man den Öffnungen gibt, und der Kräfte des Gasdrucks und der Reibung. Die physikalischen Vorgänge, die ihnen entsprechen, bedingen im

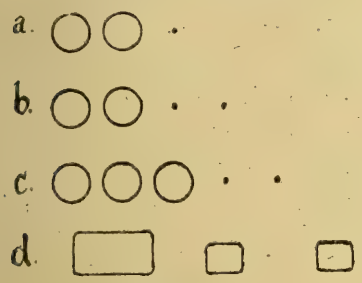


Fig. 7 a—d.

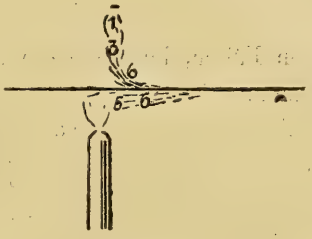


Fig. 8.

Gegenteil selbst Vorgänge sekundärer Art, die die Grundlage einer beim ersten Abhorchen oft überraschenden Fülle von Tönen höherer Ordnung bilden.

Benutzt man z. B. eine Unterbrechungsperiode nach Art der Fig. 7 a, so hört man neben dem Unterbrechungston 1 und dem Hauptton 3 auch deutlich den Ton 2, also die Oktave des Unterbrechungstones. Die Periode Fig. 7 b erlaubt die Bildung der Töne 1, 3 und 4, wobei 4 den Hauptton bezeichnet; die höhere Oktave des Unterbrechungstones, also Ton 2, ist nicht zu finden. Mit der Periode 7 c erhält man als Komponenten die Töne 1, 3, 4, 5. Und so liessen sich die Beispiele beliebig vermehren. Erwähnt sei nur noch die Anordnung der Fig. 7 d. Sie enthält in jeder Periode drei Öffnungen, deren Mittelpunkte 15 mm voneinander entfernt liegen. Die Grösse der ersten Öffnung beträgt 11×6, die der kleinen je 5×4 qmm. Angeblasen wurde mit der manometrischen Flamme. Mit dieser Periode hört man die Töne 1, 3, 5, 6, also etwa *c*, $\bar{g}$, $\bar{\bar{e}}$, $\bar{\bar{g}}$, wobei 1 den Unterbrechungston, 3 den Hauptton

1) K. L. Schäfer in Nagel's Handb. d. Physiol. Bd. 3 S. 534.

bezeichnet, wie Kontrollversuche ergaben. Auch bei diesen Tönen gelingt eine Lokalisation in bestimmten Raumteilen der Flamme im allgemeinen gut. Schwierigkeiten treten nur dann auf, wenn die Tonstärke sehr gering wird. Ihr Bereich kann in den Teilen über oder unter der Scheibe liegen, wie es Fig. 8 für die Periode 7 d anzudeuten versucht. Vielfach lässt er sich auch noch in die nächste Umgebung der Flamme, die wegen starker Abkühlung der Luftströme selbst nicht mehr leuchtet, verfolgen. Der Auflösung im rotierenden Spiegel sind nur noch die Teile der Flamme unter der Scheibe zugänglich. Von ihrer periodischen Erregung kann man sich schon mit einem einfachen Spiegelglas, das man mit der Hand schnell hin und her bewegt, überzeugen. Bringt man das Glas auf einer horizontalen Achse drehbar an, so gelingt es in gewissen Fällen, im Bilde die Periodenzahl dieser Erregungen zu bestimmen.

Auf Grund dieser Tatsachen kann man in mancher Hinsicht eine Stellung zu den Fragen gewinnen, die F. A. Schulze durch seine Theorie der Unterbrechungstöne angeregt hat.

Zunächst ist es nicht, wie diese Theorie behauptet, die Unterbrechungsperiode als solche, die nach Art einfacher Perioden einen Toneindruck hervorruft. Vielmehr entsteht der eigentliche Unterbrechungston dadurch, dass während jeder Unterbrechungsperiode die Gasmassen eine verschiedene Verteilung erfahren nnd dadurch in gewissen Raumteilen nur ein Impuls zur Wirkung kommt. Daneben gibt es noch andere Momente, die denselben Erfolg auf anderm Wege erzielen und darauf hinweisen, welche Mannigfaltigkeit der Ursachen unter Umständen zu berücksichtigen ist.

Nach der Theorie der Unterbrechungstöne tritt der Hauptton als Oberton auf. Dazu sei folgendes bemerkt. Untersucht man die einzelnen Teile der Flamme auf die verschiedenen Klangkomponenten hin, so findet man den Hauptton immer im zentralen Teil der Flammensäule. Immer schliesst er sich eng an die Lochreihe an und reicht bei langsamer Umdrehung in grössere Höhen als bei schneller, bei der die Gasmassen nur eine kurze Zeit zum Durchtritt haben, ihren Impuls also nur eine kurze Strecke vortragen können. Teilweise findet der Haupton sich auch in den Gasmassen unter der Scheibe, bleibt aber dabei immer in einem Gebiet, das der direkten Beeinflussung durch die Lochreihe untersteht. Anders die

Töne sekundärer Art. Sie stellen sich im äussersten Saum des Flammenschweifes unter der Scheibe ein, vielleicht dort, wo er rechtwinklig umbiegt, oder über der Scheibe an Stirn- und Rückenseite der Flammensäule, womöglich sogar in ihrer nächsten, nichtleuchtenden Umgebung. Nimmt man noch die frühere Beobachtung hinzu, dass der Hauptton mit Zunahme der Lochzahl in der Unterbrechungsperiode an Deutlichkeit und Glätte gewinnt, mit ihrer Abnahme in beider Hinsicht einbüsst, so wird ein Zweifel daran, dass er primär hervorgerufen ist, unmöglich.

Sind aber vielleicht die sekundären Töne als Obertöne des Unterbrechungstones anzusehen? Da der Hauptton ebenso ein primäres Erzeugnis ist wie der Unterbrechungston, so sind ohne Zweifel beide an der Bildung der sekundären Töne beteiligt. Deswegen könnte man sie mit grösserem Recht als Kombinationstöne bezeichnen. Da wir aber von deren Natur bis jetzt wenig wissen — ebensowenig übrigens wie von der der Obertöne —, so haben wir den unverfänglichen Namen der „sekundären Töne“ oder der „Töne höherer Ordnung“ vorgezogen. Auch darin verfehlt die Theorie von F. A. Schulze ihr Ziel, wenn sie von vornherein eine vollständige Reihe der sekundären Töne erwarten lässt, d. h. also eine Reihe von Tönen, deren Schwingungszahlen sich wie die Reihe der natürlichen Zahlen verhalten. Wir sehen davon ab, dass der Hauptton ausscheidet, auch davon, dass diese Reihe je nach den Versuchsbedingungen bald nach oben hin abbricht. Aber selbst innerhalb enger Grenzen zeigt sie hartnäckig gewisse Lücken. Die Anzahl der sekundären Töne erweist sich abhängig von der Intensität des anblasenden Stroms, der Anordnung der Öffnungen nach Durchmesser und Abstand, der Umdrehungsgeschwindigkeit der Scheibe. —

Eine Übertragung der gewonnenen Ergebnisse auf die Versuche mit Zahnrädern lag nahe. Schneidet man eine Lochsirene längs des Kreises, der durch die Mittelpunkte der Öffnungen geht, durch, so erhält man eine Anordnung, die einem Zahnrad ähnlich ist. So kann denn abschliessend mitgeteilt werden, dass die bisherige Methode auch in diesem Fall sich bewährt hat. Verschliesst man von je drei Lücken immer eine und bringt die Flamme unter die Zahnreihe, so hört man den Hauptton und Unterbrechungston. Der Spiegel zeigt deutlich, dass die im Sinn der Drehung gezählte zweite Flammensäule eine grössere Höhe besitzt als ihre Vorgängerin.

Horcht man ab, so findet sich der Hauptton dicht über den Lücken, der Unterbrechungston an der Spitze der Flamme. Vergrössert man die Zahl der verschlossenen Lücken in der Unterbrechungsperiode, so nimmt der Unterbrechungston an Deutlichkeit zu; vermehrt man dagegen die der Lücken, so gewinnt der Hauptton. Eine nicht uninteressante Modifikation zeigt sich bei Versuchen dieser Art. Seitwärts von der Zahnreihe stellt sich ein Wulst von Gasmassen ein, der auch den Unterbrechungston ergibt, wenn der Verschluss der Lücken genau vollzogen ist. Wie die Auflösung im Spiegel bei sorgfältiger Annäherung der Flamme an das Rad zeigt, tritt dieser Wulst nur einmal während jeder Periode neben den verstopften Löcken auf. Er rührt daher, dass jedesmal, wenn die Gasmassen durch die Öffnungen getreten sind, ein Teil von ihnen nach aussen gedrängt wird. Ragen die Zähne etwas aus der verschliessenden Masse hervor, so verliert der Wulst leicht seine Einförmigkeit und gibt nicht mehr den Unterbrechungston.

Berichtigung

von

Julius Vészi.

In meiner Arbeit: „Die physikalisch-chemische Theorie der Narkose“ [1]) sollte es auf S. 326 Zeile 27 statt „umgekehrt“ heissen: „die der umgekehrten Reaktion“. Ferner auf S. 328 Zeile 21 statt: „Die Geschwindigkeit der . . . proportional . . .“ ist zu setzen: „Die Geschwindigkeit der Reaktion, die im umgekehrten Sinne verläuft als die, in der diese Stoffwechselprodukte gebildet werden, ist nach dem Massenwirkungsgesetz proportional . . .“

1) Dieses Archiv Bd. 170 S. 113.

(Aus dem Physiologischen Institut zu Leipzig.)

Ewald Hering
zum Gedächtnis.

Von

Siegfried Garten.

Mit Ewald Hering hat dieses Archiv einen langjährigen Mitarbeiter verloren, dessen Beiträge jeder Leser, unabhängig von seiner Stellung zu einzelnen Streitfragen, zu den wertvollsten der Zeitschrift zählen wird. Aber auch zahlreiche Veröffentlichungen seiner Mitarbeiter und Schüler haben hier Aufnahme gefunden, die unter seinen Augen entstanden, Zeugnis von der literarischen und wissenschaftlichen Zuverlässigkeit ablegen, die Hering auf seine Schüler zu übertragen suchte. So dürfte der Wunsch der Herausgeber, wie seinerzeit beim Tode des Gründers des Archives und des langjährigen Mitarbeiters Heidenhain's, durch ein kurzes Lebensbild den grossen Forscher zu ehren, von den Lesern des Archives geteilt werden.

Wie Cyon in Pflüger's Nekrolog[1]) es als eine Unmöglichkeit bezeichnete, im Rahmen eines solchen den Werken und Leistungen eines Forschers gerecht zu werdeen, da sonst ein ganzer Band des Archivs für die Darstellung notwendig wäre, so erscheint es mir auch bei Ewald Hering nur möglich, hier ein kurzes Lebensbild zu entwerfen und an einzelne seiner Schöpfungen zu erinnern, die ja grösstenteils schon zum Gemeingut der Wissenschaft geworden sind.

Hering war es vergönnt, in seiner langen Forscherlaufbahn den grossen Aufschwung der Physiologie, wie er sich an die Namen Du Bois-Reymond, Brücke, Fick, Helmholtz, Hensen, Hermann, Kühne, Ludwig, Pflüger, Voit und andere knüpft, wissenschaftlich mit zu durchleben und gleich jenen in dem Streben nach Wahrheit um die Wahrheit zu kämpfen. Hering konnte noch verfolgen, wie der von ihm gegründete Bau vielen Anfeindungen zum Trotz unter Hilfe zahlreicher Mitarbeiter wuchs und umgestaltet wurde. Auch die Erkenntnis, dass manches nur

1) E. v. Cyon Nachruf auf Pflüger. Pflüger's Arch. Bd. 132. 1910.

Stückwerk war, und neue Forschungsmittel einzelne Anschauungen umgestalten mussten, blieb ihm, wie jedem Forscher, nicht erspart. Er war sich bewusst, dass jede physikalische, chemische oder physiologische Theorie nichts mehr war „als eine blosse Annäherung an die Wahrheit. Sterile Theorien verfallen leicht der Unsterblichkeit; die fruchtbaren vererben ihren unsterblichen Teil ihren Kindern, während ihre sterbliche Hülle zerfällt“ [1]). Immerhin hatte er die Freude, dass das meiste und namentlich die von ihm zuerst klargestellten Tatsachen der Feuerprobe der Kritik widerstanden und zum Gemeingut der physiologischen Wissenschaft geworden sind. Der fast 84jährige Gelehrte, der sich noch bis zuletzt einer vollen geistigen Frische erfreute, konnte auf eine Periode der physiologischen Forschung zurückblicken, wie sie wohl selten in einer Wissenschaft wiederkehrt.

Ewald Hering war in Altgersdorf in der Lausitz 1834 geboren. Schon früh weckte das Landleben im väterlichen Pfarrhaus seine Liebe zur Natur, die ihm den Weg zu seinem späteren Studium wies. Er studierte in den Jahren 1853—58 in Leipzig Medizin, und schon während der Studienzeit beschäftigte er sich eingehend mit Fragen aus Gebieten, die dem Durchschnittsstudenten der Medizin fern lagen. So trieb er namentlich eifrig Zoologie. Von seinen Lehrern, die damals bestimmenden Einfluss auf seine Studien ausübten, nannte er selbst in Dankbarkeit Ernst Heinrich Weber, Fechner, Funke und Carus. Namentlich hatten aber auch die Schriften Johannes Müller's auf seine physiologischen Anschauungen einen entscheidenden Einfluss und er nennt sich selbst noch im Jahre 1884 in seinem bekannten Vortrag über die spezifischen Energien des Nervensystems [2]) „einen begeisterten, wenn auch nicht unmittelbaren Schüler J. Müller's“ [2]).

Während seiner Studienzeit entstand bereits als Frucht seiner zoologischen Studien seine erste wissenschaftliche Arbeit, die die Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes behandelt [3]). 1860 promovierte er mit einer Dissertation über die

1) Hering, Erklärung der Farbenblindheit aus der Theorie der Gegenfarben. Lotos S. 13. 1880.

2) Hering, Über die spezifischen Energien des Nervensystems. Lotos N. F. Bd. 5 S. 116. 1884.

3) Hering, Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. Zeitschr. f. Zool. Bd. 8. S. 400. 1856.

Alciopiden[1]), Anneliden, die er im Golf von Messina, wo er mit seinem Lehrer Carus im Wintersemester 1858/59 weilte, untersucht hatte. In den Jahren 1860—65 war er als praktischer Arzt und zugleich als poliklinischer Assistent von Ernst Wagner in Leipzig tätig. Trotz seines Berufs fand er noch Musse für die Ausarbeitung seines ersten, gross angelegten Werkes „Die Beiträge zur Physiologie“[2]). Während die Erstlingswerke vieler Forscher noch gewisse Unvollkommenheiten in der Ausdrucksweise und in der Behandlung schwieriger Fragen erkennen lassen, bot er hier eine vollendete klassische Darstellung in einem Gebiet, das mit zu den schwierigsten der Physiologie zu rechnen ist. Nach gründlicher Prüfung seiner Beobachtungen und Schlussfolgerungen trat er kühn in dem genannten Werke dem damals schon angesehenen Forscher Helmholtz, und Wundt, dem späteren grossen Psychologen, entgegen. Gerade auf dieses Werk empfiehlt es sich hier, näher einzugehen, da es uns am besten in die Denkweise Ewald Hering's einführt.

Das Werk behandelt in erster Linie die wichtigen Beziehungen, die in motorischer und sensorischer Hinsicht zwischen beiden Augen bestehen. Was die durch gleichzeitige Erregung beider Augen bedingten Empfindungen betrifft, so zeigte er im Anschluss an Johannes Müller, dass ein Objekt, das sich in beiden Augen auf sogenannten identischen Stellen abbildet, einfach gesehen wird, während die Abbildung auf disparaten Stellen bei genügender Lagedifferenz Doppelbilder liefert. Die Vorstellung über die Lage des Objektes im Raum wird hierbei nicht, wie es Helmholtz und Wundt annahmen, dadurch gefunden, dass man sich gewissermaassen von jedem Auge die Richtungslinie bzw. Visierlinie nach aussen gezogen denkt und auf Grund der Erfahrungen am Schnittpunkt jener Linien sich das Aussending vorstellt. Es wird vielmehr die Reizung zweier bestimmter Netzhautteile in beiden Augen durch das Bild des gleichen Objektes in den zentralen Teilen, bildlich in dem sogenannten Einauge oder Zyklopenauge, uns gesetzmässig die Empfindung eines Objektes liefern, dessen Ortsbestimmung nach Breite, Höhe und Tiefe nach der Lage der erregten Teile im Zyklopenauge fest gegeben ist (seine „Sehrichtung“). Dieser nervöse Zusammenhang zwischen beiden Netzhäuten ist angeboren, und die Grundlagen der

1) Hering, De alcioparum partibus genitalibus organisque excretoriis. Diss., Leipzig 1860.

2) Hering, Beiträge zur Physiologie. Engelmann, Leipzig 1861—64.

Orientierung werden nicht erst durch Erfahrung erworben. Sehr wohl kann aber im späteren Leben, wie Hering 1899 noch selbst darlegte [1]), zu der angeborenen eine abnorme, erworbene Lokalisation treten. Sie ist beim Sehen Schielender bisweilen festzustellen, kommt aber in bezug auf Dauerhaftigkeit und Zuverlässigkeit der angeborenen Lokalisation nicht gleich. Übrigens ist, wie Hering selbst hervorhebt, gerade dieser Unterschied kein prinzipieller, da die angeborene Verknüpfung auch eine erworbene darstellt, allerdings im Laufe zahlreicher Generationen.

Bei dieser Untersuchung ergab sich als eine wichtige Grundfrage, die nach der Lage der Aussendinge, die sich bei bestimmten Augenstellungen jeweilig auf identischen Punkten abbilden, d. h. also nach der Lage des Horopters. Diese auch mathematisch nicht einfache Untersuchung wurde von Hering erschöpfend durchgeführt, so dass sein Referent in den Jahresberichten (A. Fick [2]), der sonst durchaus nicht immer mit Hering übereinstimmte, schrieb: „Hering hat die Horopterfrage vom rein mathematischen Gesichtspunkte aus prinzipiell zur vollständigen Erledigung gebracht.“ Und auch Helmholtz [3]), der gleichzeitig auf analytischem Wege das Horopterproblem löste, erkennt Hering's Verdienste um den Horopter vollständig an, indem er schreibt: „Im Gegenteil kann ich seine“ (d. h. Hering's) „Behandlung des Problems meinen Lesern nur als sehr elegant, übersichtlich und vollständig anempfehlen.“

Wie von Hering eine angeborene sensorische Korrespondenz beider Netzhäute gelehrt wurde, so forderte er auch für die Bewegung beider Augen eine zentrale einheitliche Innervation. Eingehender ist dieser Punkt noch in seiner 1868 erschienenen Lehre vom binokularen Sehen [4]) ausgeführt worden. Man kann sich nach ihm vorstellen, dass von einem Zentrum aus, das wir uns bildlich in das Zyklopenauge an der Nasenwurzel verlegt denken können, drei

1) Hering, Über anomale Lokalisation der Netzhautbilder bei Strabismus alternans, Deutsch. Arch. f. klin. Mediz. Bd. 64 S. 15—32. 1899. Vgl. hierzu auch Bielschowsky, Über monokulare Diplopie. v. Gräfe's Arch. f. Ophth. Bd. 46 S. 164. 1898. A. Tschermak, Über anomale Sehrichtungsgemeinschaft der Netzhaut bei einem Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 47 S. 508. 1898.

2) A. Fick, Jahresber. über die Leistungen der Physiolog. Wissenschaften S. 12. Würzburg 1864.

3) Helmholtz, Pogg. Ann. 1864 S. 158.

4) Hering, Die Lehre vom binokularen Sehen. Engelmann, Leipzig 1868.

Gruppen von Innervationen, Hebung und Senkung, Seitenwendungen und Konvergenz den Muskeln beider Augen mitgeteilt werden. Durch das Zusammenwirken dieser drei Innervationsgruppen ist jede wirklich erfolgende Augenbewegung, soweit sie die Richtung der Gesichtslinie betrifft, abzuleiten.

Da wir diesen Augenbewegungen bei der Lokalisation der Aussendinge stets Rechnung tragen, erhob sich die weitere Frage, wodurch jeweilig bei einer Augenbewegung die Veränderung der Lokalisation bewirkt würde. Hier trat Hering sehr entschieden der Bedeutung der Innervations- und Muskelempfindung entgegen und legte das Hauptgewicht auf die Verlagerung der Aufmerksamkeit auf einen anderen Punkt des Sehfeldes, der die Lokalisierung des Kernpunktes und so des scheinbaren Ortes des fixierten Objektes bestimmt. Dass Augenbewegungen, die nicht durch Verlagerung der Aufmerksamkeit hervorgerufen werden, uns keine Empfindung von der veränderten Blicklage geben, konnte Hering dadurch überzeugend nachweisen, dass ein Nachbild unbewegt blieb, auch wenn unter den geschlossenen Lidern nach Rotation des Körpers die Augen nystagmisch bewegt wurden.

Mit diesen Andeutungen aus diesen ersten grossen Werken Hering's muss ich mich hier begnügen, da sie ja den meisten Fachgenossen durch eignes Studium bekannt sind. Nur sei an einem Beispiel noch hervorgehoben, wie seine scharfe Beobachtungsgabe Eigentümlichkeiten der Gesichtswahrnehmungen aufdeckte, an denen andere achtlos vorübergingen. Gegenüber der Projektionstheorie, dass wir alles am richtigen Ort sehen, betont Hering vielmehr, dass die richtige Lokalisation eine Ausnahme sei. Überhaupt müssten, schreibt er S. 133: „Wenn jeder beliebige sichtbare Punkt im Durchschnittspunkte seiner Richtungslinien erschiene, die räumlichen Verhältnisse der Sehdinge genau dieselben sein wie die der wirklichen Dinge. Der Sehraum müsste bis ins einzelne den wirklichen Raum, jedes Sehding das entsprechende wirkliche Ding decken. Statt dessen lehrt uns jeder Blick in die Aussenwelt, dass fast alle Dinge in ihrer Erscheinung andere Raumverhältnisse haben als in der Wirklichkeit, und wenn man gleich weiss, dass die ferneren Bäume einer Allee dieselbe Grösse und Distanz haben wie die näheren, so sieht man sie dennoch kleiner und näher aneinandergerückt. Unsere Anschauung der Aussenwelt deckt fast nie die Wirklichkeit, weil die Tiefenauslegung des Netzhautbildes stets eine unvollkommene ist und

auf halbem Wege zwischen dem flachen Netzhautbilde und der körperhaften Wirklichkeit stehen bleibt. Unsere Anschauung ist gleichsam ein Relief, das zwischen Planbild und voller Körperlichkeit die Mitte hält. Daraus folgt, dass höchstens einige wenige Punkte am richtigen Ort erscheinen können." Diese Darlegungen haben später, namentlich durch Hillebrand[1]) und Heine[2]), ihre weitere Bestätigung gefunden.

Baute Hering seine Lehren hier auch auf die namentlich von Johannes Müller gegebene Darstellung der identischen Netzhautstellen auf, so muss doch betont werden, dass die bei Johannes Müller gewissermaassen im Keim vorhandene Lehre erst durch Hering folgerichtig weiterentwickelt wurde. „Beide Theorien," so schreibt er[3]) (Projektionstheorie und Identitätstheorie), „stimmte nalso darin überein, dass sie gemeinschaftlich annahmen, die Netzhautbilder erschienen auf ihren sogenannten Richtungslinien. Nachdem ich bewiesen hatte, dass letzteres entschieden falsch sei, musste ich die sogenannte Projektionstheorie von Grund aus und die Identitätstheorie wenigstens in ihrer seitherigen Form verwerfen, und ich setzte an ihre Stelle die von mir sogenannte Theorie der identischen Sehrichtung." So haben wir auch seine Bemerkung im Vorwort zu seinen Beiträgen als einen Ausdruck seiner hohen Bescheidenheit in der Einschätzung seiner eigenen Leistungen aufzufassen, wenn er schreibt: „Nur einen aber gab es, der in dem vorliegenden Hefte nichts weiter finden könnte als die Anpassung seiner eigenen Bearbeitung des Gegenstandes an die jetzt mehr ins einzelne gehenden Bedürfnisse der Wissenschaft, und dieser eine ist der unsterbliche Johannes Müller, der in seiner Darstellung der Gesichtssinnslehre der Wissenschaft ein fast vergessenes Erbe hinterliess, das anzutreten ich in diesen und einigen späteren Heften versuchen will."

Unter dem Eindruck dieses grossen Werkes wurde Hering 1865, obgleich er sich erst 1862 in Leipzig habilitiert hatte, als Nachfolger Carl Ludwig's an die Kaiserliche militärärztliche

1) Hillebrand, Theorie der scheinbaren Grösse bei binokularem Sehen. Denkschr. Bd. 72, Math. naturw. Kl. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1902.

2) Heine, Über Orthoskopie. v. Graefe's Arch. f. Ophth. Bd. 51 H. 3 S. 563. 1900.

3) Hering, Bemerkung zu Volkmann's neuen Untersuchungen über das Binokularsehen. Reichert u. Du Bois-Reymond's Arch. 1864 S. 364.

Akademie nach Wien berufen. Sehr bald entfaltete er hier als junger Professor eine reiche und fruchtbare Lehr- und Forschertätigkeit. Fragen aus den verschiedensten Gebieten der Physiologie, auf die er wohl durch seine Lehrtätigkeit geführt wurde, regten ihn zu neuen eingehenden Untersuchungen an. Hatte sich Hering in seinen Beiträgen zur Physiologie mit einem Schlag als ein Meister der sinnesphysiologischen Untersuchungen gezeigt, so trat sein mikroskopisch-anatomisches Können in seinen Untersuchungen über den Bau der Wirbeltierleber[1]) hervor. Zur Zeit dieser Untersuchung Hering's herrschte über den Bau der Leber, das Lageverhältnis der Gallenkapillaren zu den Leberzellen und Blutkapillaren noch grosse Unsicherheit. Hering hat nun bei verschiedenen Wirbeltierklassen vergleichend den Bau der Leber untersucht und sich dabei mit Erfolg der Doppelinjektion der Blutgefässe und Gallenkapillaren bedient, die er mit einer ganz aussergewöhnlichen Kunstfertigkeit ausführte. Noch jetzt besitzt das Physiologische Institut zu Leipzig eines seiner Injektionspräparate, das Zeugnis von seinem meisterhaften Können gibt.

Das wesentliche Resultat seiner Forschung gipfelt in dem Satz: „Dass die Leber sich nach ihrem feineren Bau durchaus den übrigen Absonderungsdrüsen anreiht, dass sie als eine tubulöse Drüse mit netzförmigen anastomosierenden Gängen aufgefasst werden darf, und dass die Galle gleich dem Sekret anderer Drüsen durch die von den Drüsenzellen gebildeten Lichtungen der Drüsengänge abfliesst." Ein Verständnis des Baues der Säugetierleber wird, wie Hering zeigte, dadurch leicht möglich, dass man, von dem übersichtlichen noch echt tubulösen Bau der Reptilienleber beginnend, bis zu dem der Säugetierleber eine zusammenhängende Reihe von Übergängen vor sich sieht. Bei ersteren sind noch echte tubuli, mit fünf aneinanderstossenden Zellen vorhanden, deren Zahl sich, in der Tierreihe aufsteigend, schliesslich bis auf zwei reduziert, was zu den bekannten Folgeerscheinungen für die Lage der Blut- und Gallenkapillaren führt.

Die Wichtigkeit, die schon kurz nach ihrem Erscheinen dieser Abhandlung Hering's von maassgebender Seite beigemessen wurde, geht unter anderem daraus hervor, dass Max Schultze Hering

1) Hering, Über den Bau der Wirbeltierleber. I.: Die Leber von Coluber ratrix. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Abt. I, Bd. 54 S. 335. 1866 u. II.: Die Froschleber. Ebendas. S. 496. Abgedruckt im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.

um die Erlaubnis bat, die Abhandlung in seinem Archiv für mikroskopische Anatomie unverändert abdrucken zu dürfen.

Mit welchem Gebiet sich Hering damals auch beschäftigte, fast immer gewannen seine Befunde über kurz oder lang eine grosse biologische Bedeutung. Er besass den Goethe'schen Blick in der Anschauung der Naturvorgänge, dem sich auch das kleinste und scheinbar unbedeutendste nicht entzog. Es sei hier nur an die Entdeckung der Selbststeuerung der Atmung und die Atembewegungen des Gefässsystems erinnert. Was die erstgenannte wichtige Tatsache der Selbststeuerung der Atmung durch den Nervus vagus betrifft, so setzte er sie auf Grund der Versuche Breuer's in einer kleinen, anspruchslosen, nur sechs Seiten umfassenden Mitteilung[1]) auseinander. Wie so oft ist auch hier die wichtige Entdeckung die Folge der Anwendung der richtigen Untersuchungsmethode. Man hatte schon oft vor Hering's Versuchen den Einfluss der künstlichen elektrischen Vagusreizung und der Durchscheidung des Vagus auf die Atmung untersucht, war aber nicht auf die genial einfachste und einwandfreiste Methode, die Hering hier anwandte, verfallen, die Endigungen des Nervus vagus durch Aufblasen und Zusammenfallenlassen der Lungen zu reizen. Mit Recht sagt daher Hering, wo irgend also bei Untersuchung von Reflexwirkung es angeht, einen Nerven von der Peripherie her durch sozusagen natürliche Mittel zu reizen, soll man es tun, ehe man es versucht, den zentralen Stumpf des durchschnittenen Nerven künstlich zu erregen.

Auch in seinen Untersuchungen über die Atembewegungen des Gefässsystems[2]) verrät sich sein glücklicher Blick. Hatte Traube die periodischen Blutdruckschwankungen, die er zuerst beobachtete, auf eine rhytmische Erregung und Ermüdung des vasomotorischen Zentrums unter Einfluss der Kohlensäure zurückgeführt, so sah Hering mit scharfem Blick, dass bei nicht ganz vollständig curarisierten Versuchstieren jede Blutdruckswelle von einem sonst der Atmung parallelgehenden abortiven Zucken des Beines begleitet war. Damit erschien die Hypothese Traube's ausgeschlossen, und die Traube-

1) Hering, Die Selbststeuerung der Atmung durch den Nervus vagus. Nach Versuchen von Breuer. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 57 S. 672. 1868.

2) Hering, Über den Einfluss der Atmung auf den Kreislauf. I.: Über die Atembewegungen des Gefässsystems. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Abt. II, Bd. 60 S. 829. 1869.

Hering'schen Blutdruckschwankungen konnten auf ihre wahre Ursache, die Überleitung der Erregung vom Atemzentrum auf das vasomotorische Zentrum zurückgeführt werden.

Ausser diesen Arbeiten veröffentlichte Hering in seiner fünfjährigen Wiener Tätigkeit auch noch seine mikroskopischen Beobachtungen über das Leben der Blutzellen [1]), in denen er namentlich die Ursachen der Diapedese behandelt. Aber auch seine Lehre vom binokularen Sehen [2]), die das in seinen Beiträgen Gelehrte namentlich im Hinblick auf die motorische Innervation beider Augen ergänzt, erschien in dieser Zeit. Die erst in Prag 1871 veröffentlichte Untersuchung über reflektorische Beziehungen zwischen Lunge und Herz [3]) (II. Mitteilung) geht offenbar ebenfalls auf Untersuchungen in der Wiener Zeit zurück. Für die Gründlichkeit seiner Arbeitsweise ist die hier angeführte Bemerkung charakteristisch, dass sich seine an mehr als 30 Hunden durchgeführte Untersuchungen über mehrere Jahre erstreckten, um die Erklärung der Erscheinung, dass Aufblasen der Lunge eine Herzbeschleunigung liefert, ganz sicher zu stellen. So konnte er, nachdem er durch Experimente alle anderen Möglichkeiten sicher ausgeschlossen hatte, die Erklärung geben, dass die Reizung der sensiblen Nervenfasern der Lunge eine schon bestehende Erregung des Zentrums der Herzhemmungsnerven herabsetzt.

Durch die Berufung nach Prag im Jahre 1870 als Nachfolger von Purkinje erhielt Hering einen grösseren Wirkungskreis, in dem er bis 1895 tätig blieb, obgleich während dieser Zeit mehrfach Berufungen an ihn herantraten. So schlug er namentlich eine sehr ehrenvolle Berufung an die neugegründete Universität Strassburg, die ihm persönlich grosse Vorteile gebracht hätte, 1872 aus, um in Prag nicht nur für die Wissenschaft, sondern auch für das argbedrängte Deutschtum wirken zu können. Mit grösster Energie und

---

1) Hering, Zur Lehre vom Leben der Blutzellen. I.: Überwanderung der Blutzellen aus den Blutgefässen in die Lymphgefässe. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Abt. II, Bd. 56 S. 691. 1867, u. II.: Die Beschaffenheit der Blutzellen in ihrer Bedeutung für die Extravasation derselben. Ebendas. Bd. 57 S. 170. 1868.

2) Hering, Die Lehre vom binokularen Sehen. Engelmann, Leipzig 1868.

3) Hering, Über den Einfluss der Atmung auf den Kreislauf. II. Mitt.: Über eine reflektorische Beziehung zwischen Lungen und Herz. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Abt. II, Bd. 64 S. 333. 1871.

viel Geschick verfocht er die deutsche Sache, und ihm war es hauptsächlich zu danken, dass 1882 nach reinlicher Scheidung eine deutsche Universität gegründet wurde, zu deren ersten Rektor man ihn in Dankbarkeit erwählte. Er war damals, wie Zeitungsartikel der tschechischen Blätter beweisen, der von den Tschechen bestgehasste unter den deutschen Professoren. Wenn man Hering, wie es mir und vielen seiner jüngeren Schüler geht, nur aus seiner späteren Leipziger Zeit kennt, kann man sich kaum vorstellen, wie temperamentvoll er in Prag für das Deutschtum und für das Ansehen der deutschen Wissenschaft an der Prager Universität gekämpft hat[1]). Ein klares Bild gibt uns aber das Urteil seiner Zeitgenossen. So schrieb Knoll[2]) 1883 unter dem unmittelbaren Eindruck der Erfolge, die Hering als Rektor der neugegründeten Universität erzielt hatte: „Einen unter den glänzendsten materiellen Bedingungen an ihn“ (d. h. Hering) „ergangenen Ruf, an der Hochschule zu Strassburg mitzuwirken an der Wiedererorberung eines verloren gegangenen Stückes deutschen Kulturgebietes, hat er mit Verzicht auf jeden eigenen Vorteil und entgegen der Neigung seines Herzens abgelehnt, als ihm die Aussicht eröffnet wurde, in der segensvollen Umgestaltung der alten deutschen Kulturschule in Prag sich zu bewähren. Eine Reihe von Berufungen deutscher Gelehrter nach Prag und der Aufbau einer erheblichen Zahl wissenschaftlicher Institute, die mit den besten gleichartigen Instituten Deutschlands konkurrieren können, knüpfen sich an dieses persönliche Opfer Herings. Wie stände es heute um die deutsche Universität in Prag! Ja, hätten wir dort überhaupt noch eine deutsche Universität, wenn dieser Mann damals Prag verlassen hätte, wenn er nicht rastlos und mit der zwingenden Macht eines idealen Charakters und eines Denkers von seltener Schärfe und Tiefe stets eingetreten wäre für die Förderung der deutschen Wissenschaft in Prag!?“

Aber auch noch fast 20 Jahre später hatte man ihn in Prag in

---

1) Ich brauche wohl nicht zu betonen, dass er auch in seiner Leipziger Zeit alle deutschen Bestrebungen, insbesondere das bedrohte Deutschtum in Österreich in jeder Weise zu fördern suchte, nur hat er sich selbst, wohl infolge seiner Schwerhörigkeit und seines zunehmenden Alters, hier nicht mehr öffentlich politisch betätigt.

2) Ph. Knoll, Das erste Lebensjahr der neugestalteten Deutschen Universität in Prag. „Deutsche Zeitung“, 18. Okt. 1883. Aus Knoll, Beiträge zur heimischen Zeitgeschichte, S. 74. Prag 1900.

gleicher dankbarer Erinnerung. „E. Hering," schreibt Knoll[1]) in seiner Schrift „Deutsche Wissenschaft in Böhmen", „der geradezu reformatorisch wirkte, zugleich aber weitschauend seinen Einfluss im Unterrichtsministerium in Wien auch zugunsten der Förderung der deutschen Wissenschaft an den anderen Fakultäten und der Sicherung des nach und nach immermehr untergrabenen deutschen Charakters der Prager Universität aufbot."

Hering's energische Haltung in deutschen Fragen wird auch durch folgende Äusserungen eines tschechischen Blattes aus jener Zeit beleuchtet. So schreibt „Politik", 16. Jänner 1884: „Auch der Prorektor" (d. h. E. Hering) „der deutschen Universität hat dem akademischen Senat seinen Rücktritt vom Prorektorate angezeigt und diesen Schritt damit motiviert, er könne unter den gegenwärtigen Verhältnissen diese Stelle nicht begleiten. Die schlimmen Verhältnisse, wenn sich böhmische Theologen nicht zwingen lassen wollen, in die Hände des Rektors der deutschen Universität, der sie notgezwungen angehören, das Gelöbnis abzulegen..." Am 2. Oktober 1882 findet sich in der gleichen Zeitung ein Artikel, überschrieben „Minister und Hering". Das Blatt beklagt sich zunächst bitter, dass die Universitätsinsignien, die nach der Darstellung des Blattes die böhmische Universität mit zu beanspruchen hätte, ihr bei „dem gestrigen Heiligengeistamt" nicht ausgeliefert worden wären. Bissig bemerkt das Blatt: „Aber was ist Gesetz, was ist Minister, wenn der Hering nicht will..." „Aber Tatsache ist es, dass dieser, seinen Willen über die Anordnung des Ministers setzend, die Insignien nicht herausgab."

Weist Hering's erfolgreiche politische Tätigkeit schon darauf hin, dass er auf der Höhe seiner Schaffenskraft stand, so geht das noch viel mehr aus seinen bedeutungsvollen wichtigen wissenschaftlichen Arbeiten hervor, die er während der Prager Zeit veröffentlichte. In erster Linie ist hier seine bekannte Lehre vom Lichtsinn zu nennen, die als einzelne kurze Mitteilungen während der Jahre 1872—74 erschienen[2]). Er ist sich vollbewusst, dass er hier

1) Ph. Knoll, Deutsche Wissenschaft in Böhmen. Deutsche Arbeit in Böhmen. S. 284. Herausg. v. Bachmann. Concordia-Verlag, Berlin 1900.

2) Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. I.: Bd. 66, 8. Juni 1872; II.: Bd. 68, 11. Dezember 1873; III.: Bd. 68, 18. Dezember 1873; IV.: Bd. 69, 19. März 1874; V.: Bd. 69, 23. April 1874; VI.: Bd. 70, 15. Mai 1874. Desgl. als Monographie. C. Gerold's Sohn, Wien 1878.

gegen die Strömungen der damaligen Zeit ankämpfen musste. So schreibt er in seinen Vorbemerkungen auf Seite 2: „Es zieht sich durch die moderne Sinnesphysiologie ein verhängnisvolles Vorurteil, wie früher durch die Physiologie überhaupt. Wie man nämlich einst alles, was man nicht physiologisch untersuchen konnte oder wollte, aus einer Lebenskraft erklärte, so erscheint jetzt auf jedem dritten Blatte einer physiologischen Optik die ‚Seele' oder der ‚Geist', das ‚Urteil' oder der ‚Schluss' als deus ex machina, um über alle Schwierigkeiten hinwegzuhelfen. Wie es ferner in der Tat noch unzählige Lebenserscheinungen gibt, die früher, und zwar selbstverständlich ganz überflüssigerweise, wenn auch zuweilen recht scharfsinnig, aus der Lebenskraft erklärt worden sind, und die wir uns auch heute noch mit unserer ganzen Physik und Chemie nicht annähernd klarmachen können, so gibt es auch noch zahllose Sinnesphänomene, die wir für jetzt einer eigentlich physiologischen Untersuchung noch nicht unterwerfen können, und diese sind für die spiritualistische Physiologie ein sehr dankbares Gebiet, das ihr vorerst niemand streitig machen wird. Dass aber auch zahlreiche Erscheinungen, die schon jetzt eine physiologische Untersuchung zulassen, noch immer mit physiologischen Gemeinplätzen abgetan werden, ist wohl zu bedauern."

Hering stellt sich hier im Gegensatz zu der spiritualistischen Richtung der Sinnesphysiologie auf physiologischen Boden. „Ich habe mich bemüht," fährt er fort, „die Phänomene des Bewusstseins als bedingt und getragen von organischen Prozessen anzusehen und Verlauf und Verknüpfung der ersteren aus dem Ablauf der letzteren zu erläutern, soweit dies eben bis jetzt überhaupt möglich ist." Er folgt hier einem Gedanken, den er schon 1870 in seinem Vortrag über das Gedächtnis in den Worten aussprach: „Was die Materie seinem Forscherauge nicht enthüllen will, das findet der Forscher im Spiegel des Bewusstseins; freilich nur im Bilde, aber doch in einem Bilde, das in gesetzmässiger Beziehung steht zu dem, was er sucht." So sind für ihn die letzten Ursachen der Licht- und Farbenempfindung die Vorgänge in den Sehsubstanzen, deren gesetzmässige Veränderungen in dem Simultan-, Suksessivkontrast und der Lichtinduktion als physiologische Prozesse der Untersuchung zugänglich sind. Aus dem gegensätzlichen Verhalten von je zwei der sechs von ihm angenommenen Grundempfindungen folgert er, dass die Farbenempfindungen die Folgen der gegensinnigen Stoff-

wechselvorgänge in den drei psychophysischen Substanzen sind. Wie jede lebendige Substanz fortwährend assimiliert und dissimiliert, so werden auch die Sehsubstanzen einem fortwährenden Stoffwechsel unterworfen sein. Äussere Reize, hier die Wirkung der Lichtstrahlen auf unser Sehorgan, können nun nach Hering, und das ist der für seine Theorie bezeichnende Grundgedanke, nicht nur die Zersetzung, Dissimilation, sondern, je nach ihrer Qualität auch die Assimilation begünstigen. Eine solche Zunahme der Assimilation gegenüber der Dissimilation würde ebenso wie die Verstärkung der Dissimilation von einer bestimmten Farbenempfindung begleitet sein. Jedes farbige Licht hat dabei nicht nur einen Reizwert für ein oder zwei der farbigen Sehsubstanzen, sondern auch für die schwarzweisse Sehsubstanz. Es sind dies die sogenannten farbigen und farblosen Valenzen des Lichtes. Das wären in kurzen Worten die Grundgedanken seiner bekannten Theorie der Gegenfarben, die in zahlreichen Schriften ausgestaltet und weitergeführt wurden. Ich erinnere an die Anwendung seiner Lehre auf die partielle und totale Farbenblindheit. Der Streit, ob sich die Unterschiede der sogenannten Rot- und Grünblinden (im Hering'schen Sinn der blau- und gelbsichtigen Rotgrünblinden) durch die Theorie der Gegenfarben befriedigend erklären liesse, die Frage nach einer spezifischen Helligkeit der Farben, der Nachweis, dass das Purkinje'sche Phänomen nicht durch die Beleuchtung der Sehdinge, sondern von der Adaptation des Auges abhängt, die Gültigkeit des Purkinje'schen Phänomens im Gebiet der Fovea centralis und viele andere Fragen, die einmal in die Erörterung gezogen, von verschiedener Seite beleuchtet wurden, haben im Anschluss an die Theorie der Gegenfarben unsere Kenntnisse über die Funktionsweise unseres Sehorgans jedenfalls weitgehend gefördert.

Diese Andeutung der den meisten Lesern bekannten Lehren müssen hier genügen. Wie die obige Aufzählung zeigt, hat jedenfalls die Theorie der Gegenfarben in der Folge zu zahlreichen Einzeluntersuchungen und polemischen Erörterungen Anlass gegeben. Hering selbst wie mehrere seiner Mitarbeiter haben die Theorie meist auf Grund gründlicher Experimentaluntersuchungen in vieler Hinsicht erfolgreich verteidigt. Ein entscheidendes Urteil über die Zulänglichkeit der Theorie wage ich nicht zu fällen. Selbst seine Gegner haben viele der tatsächlichen Beobachtungen anerkennen müssen und sogar versucht, die Hering'sche Lehre mit der Drei-

fasertheorie von Helmholtz zu vereinigen, wie es zum Beispiel v. Kries in seiner Zonentheorie neuerdings wieder angedeutet hat[1]). So wird sich vielleicht auch an dieser Theorie das schon oben angeführte Wort erfüllen. „Fruchtbare Theorien vererben ihren unsterblichen Teil ihren Kindern, während ihre sterbliche Hülle zerfällt."

Scheinbar ganz unabhängig von seinen optischen Untersuchungen und doch in gewissem inneren Zusammenhang mit ihnen stehen seine gemeinsam mit Biedermann in den achtziger Jahren durchgeführten elektrophysiologischen Arbeiten. Galt es ihm doch als Grundsatz, dass die elektrischen Erscheinungen am Tierkörper nicht, wie noch Du Bois-Reymond betonte, einfache physikalische Veränderungen sind, sondern die physikalisch-chemischen Folgen der Stoffwechselvorgänge in der lebendigen Substanz darstellen[2]). Als charakteristisch für die Gründlichkeit seines Arbeitens sei angeführt, dass er zunächst bei seinen ersten Untersuchungen in diesem Gebiete mehrfach bisherige Versuchsfehler aufdeckte [vgl. zum Beispiel seine Mitteilung über die negative Schwankung des Nervenstromes infolge unipolarer Reizung beim Tetanisieren[3])] und neue Methoden der Untersuchung angab. Hierher gehört seine Mitteilung über die Methode zur Untersuchung der polaren Wirkung des elektrischen Stromes[4]). Seine Kritik machte auch vor dem Altmeister der Elektrophysiologie, Du Bois-Reymond, nicht halt. Und Hering[5]) hatte die Freude, dass jener auf Grund der Hering'schen Kritik seine auf Versuchsfehler begründeten irrigen Angaben später zurückzog. Wie bei seinen schönen optischen Versuchen glückte es Hering

---

1) Über ähnliche ältere Versuche von Aubert u. Donders siehe bei Hering. Grundzüge der Lehre vom Lichtsinn. Gräfe-Saemisch's Handb. d. Augenheilk. 26. Aufl., Bd. 3 Kap. XII S. 47 Anm. 1905.

2) So schreibt Hering in seiner Theorie der Vorgänge in der lebenden Substanz (Lotos 1889) S. 59: „Du Bois-Reymond's Theorie der Nerven- und Muskelströme ist eine rein physikalische. Zwar bezeichnete er später die angenommenen elektromotorischen Molekeln als in bestimmter Weise orientierte Herde einer lebhaften chemischen Tätigkeit; aber nicht aus Veränderungen dieser chemischen Tätigkeit erklärte er die unter verschiedenen Umständen eintretenden Veränderungen der elektrischen Eigenschaften des Nerven oder Muskels, sondern aus Lageveränderungen jener Molekeln."

3) Sitzber. d. k. k. Akad. d. W. zu Wien, Abt. III, Bd. 89 S. 219. 1884.

4) Sitzber. d. k. k. Akad. d. W. zu Wien, Abt. III, Bd. 79 S. 237. 1879.

5) Hering, Über das elektromotorische Verhalten ouraresierter Muskeln nach galvanischer Durchströmung. Pflüger's Arch. Bd. 58 S. 137. 1894.

auch in der Elektrophysiologie, durch sinnreich erdachte Anordnungen für das Zustandekommen der theoretisch zu erwartenden Erscheinungen die günstigsten Bedingungen zu schaffen und dadurch den vermuteten Erfolg zu erzielen. So hatte er zum Beispiel für die wahre sekundäre Zuckung und Tetanus vom Nerven aus schliesslich die Bedingung gefunden, durch die das subtile Experiment einwandfrei gelang, so dass es seitdem sogar als Vorlesungsexperiment benutzt wurde[1]). Von seinen Entdeckungen im Gebiet der Muskel- und Nervenphysiologie war für ihn als Stütze seiner theoretischen Anschauungen der Nachweis der positiven Nachschwankung des Nervenstromes von der grössten Bedeutung. Die Vermutung, dass ein Auftreten der Hering'schen positiven Nachschwankung nach langanhaltender Reizung mit Restitutionsprozessen in Verbindung steht, wird auch durch neuere Untersuchungen gestützt. Diese und andere Beobachtungen, namentlich auch solche aus dem Gebiet der Sinnesphysiologie, führten ihn dazu, im Jahre 1888 in einem Vortrag seine bekannte Theorie der „Vorgänge in der lebendigen Substanz" aufzustellen[2]). Wie er darlegt, werden in jeder lebendigen Substanz dauernd Dissimilations- und Assimilationsprozesse sich abspielen. Dabei muss sich, wenn keine äusseren Reize einwirken, die lebendige Substanz auf ein mittleres Gleichgewicht einstellen. Die äusseren Kräfte, die auf die Lebensvorgänge verändernd einwirken, die Reize, können nun aber sowohl die Dissimilation als auch die Assimilation begünstigen. Diese letztere Vorstellung war ganz neu, und er hatte sie zuerst bei seinen optischen Untersuchungen gewonnen. Besondere allgemein biologische Bedeutung beansprucht bei seiner Theorie auch der Gedanke, dass jede durch Reize überwertig oder unterwertig gewordene lebendige Substanzen dem mittleren Gleichgewicht zustrebt (Selbststeuerung des Stoffwechsels). Hering hat diese Vorstellung auf die Vorgänge im Sehorgan, auf die Temperaturempfindung, auf den Herzschlag und auf die elektrischen Erscheinungen des Tierkörpers angewendet. Dass einige von ihm oder anderen Forschern angeführten Beispiele auf Grund neuer Erkenntnis nicht oder wenigstens nicht in der von ihm zunächst gedachten Form als Beispiele seiner Theorie dienen können (Theorie der Temperatur-

1) Hering, Über Nervenreizung durch den Nervenstrom. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien Bd. 85. 1882.

2) Hering, Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos, N. F. Bd. 9. Prag 1888.

empfindung, Gaskell's positive Schwankung bei Vagusreizung), beeinträchtigt nicht den Wert seiner grundlegenden Idee von assimilatorisch wirkenden Reizungen und der Selbststeuerung des Stoffwechsels der lebendigen Substanz.

Für die Denkweise Hering's sind besonders seine öffentlichen Vorträge bezeichnend, in denen er, statt „im Werkelkleide des Forschers den Acker der Wissenschaft zu pflügen, die Früchte dieser Arbeit in festlicher Stunde darbot". In erster Linie ist hier sein tief durchdachter Vortrag über „das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie" zu nennen[1]). Ausgehend von der für ihn unumstösslichen Tatsache der gegenseitigen funktionellen Abhängigkeit der materiellen Prozesse der Hirnsubstanz vom Bewusstsein fordert er, dass nach jeder Einwirkung von aussen jede Sinneserregung eine materielle Spur in unserem Nervensystem zurücklässt, durch welche die Nervensubstanz befähigt ist, jene physischen Prozesse zu reproduzieren, mit denen zugleich der entsprechende psychische Prozess gesetzt ist. Da die Erinnerungen periodisch auftreten, dazwischen im Unbewussten schlummern, werden die materiellen Prozesse, die ein Reiz veranlasst hat, zwar immer weiter ablaufen, aber nur zeitweise zu Bewusstseinsvorgängen führen. So hätten wir die Einübungen von Bewegungen als eine Erscheinung des unbewussten Gedächtnisses aufzufassen. Ja selbst die Vererbung erworbener Eigenschaften durch die Keimzelle wäre eine der wunderbarsten Erscheinungen des Gedächtnisses der lebendigen Substanz. Und doch braucht man für das Bestimmende seiner zukünftigen Entwicklung kein immaterielles Etwas anzunehmen. Sind doch, so führt Hering aus, „die Gestalten der Kurven und Flächen, welche der Mathematiker teils denkt, teils denkbar findet, zahlloser und mannigfaltiger als die Gestalten der organischen Welt. Denken wir uns aus jeder möglicher Kurve je ein, nahezu unendlich kleines Stück herausgebrochen, so werden alle diese kleinen Bruchstücke sich ähnlicher sehen als ein Keim dem andern; und doch schlummert in jedem solchem Bruchstücke die ganze Kurve, und wenn der Mathematiker es wachsen lässt, so wächst es eben nur in die Bahnen hinein, die schon durch die Eigentümlichkeiten des kleinen Fragmentes bestimmt sind."

1) Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Vortrag, gehalten in der feierlichen Sitzung d. k. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, 30. Mai 1870. C. Gerold's Sohn, Wien 1870.

Das Gedächtnis der lebendigen Substanz vererbt sich aber von Keim zu Keim, und so bildet die ganze individuelle Entwicklungsgeschichte eines hohen organisierten Tieres eine fortlaufende Kette von Erinnerungen an die Entwicklungsgeschichte jener grossen Wesenreihe, deren Endglied dieses Tier bildet. Diese Beispiele zeigen zur Genüge, wie es Hering gelang, grosse und tiefe Fragen in künstlerischer Form und durch poetische Bilder allgemein verständlich darzustellen.

In seiner Antrittsrede zum Rektorat über die spezifischen Energien des Nervensystems[1]) legte er zuerst einen seiner Lieblingsgedanken dar, dass das innere Geschehen in einer jeden Nervenzelle trotz Gleichheit der Form der Nervenzelle und Faser innerlich verschieden ist, wenn uns auch als einziges Zeichen für die Verschiedenheit nur die Ungleichartigkeit der von ihnen erzeugten Empfindungen gelten kann. Aber diese, auf die Sinnesnerven angewendete Lehre Johannes Müller's ist nur ein Sonderfall: Jede Zelle, jeder Keim hat seine spezifische Energie, wenn sich auch die Ursachen hierfür, die letzten Feinheiten in der Architektonik der lebendigen Substanz der Wahrnehmung, selbst des stark bewaffneten Auges entziehen. Aber die Zelle bringt nicht nur eine gewisse spezifische Energie mit, sondern sie erfährt auch unter der Wirkung der Umwelt eine Aus- und Umbildung. So erfolgt unter dem Einfluss der Erfahrung und Übung erst eine Spezialisierung der Hirnzellen, und diese erst im Lauf des Lebens entwickelten Energien sind wieder der Ausdruck unseres individuellen Gedächtnisses. So mündet auch diese Rede in die Gedankengänge, die er in seinem Vortrag über das Gedächtnis entwickelte.

Mit seiner eignen, ausserordentlich regen wissenschaftlichen Tätigkeit verband er die Gabe, auch seinen Mitarbeitern vielseitige Anregungen zu geben. In dem Prager Physiologischen Institut, dem ehemaligen Wenzelsbad, sammelte sich um ihn eine grössere Schülerzahl. Nicht nur spätere Physiologen, sondern auch viele innere Mediziner und Ophthalmologen sind von ihm in das strengwissenschaftliche Arbeiten eingeführt worden. Wie F. B. Hofmann[2])

1) Hering, Über die spezifischen Energien des Nervensystems (Rede). Lotos, N. F., Bd. 5 S. 113. Prag 1884.

2) F. B. Hofmann, Ewald Hering: Festrede zur Enthüllung einer Gedenktafel. Deutsche Arbeit, Monatsschr. f. das geistige Leben der Deutschen in Böhmen 12. Jahrg. H. 8. 1913.

gelegentlich einer Festrede 1913 zusammenstellte, sind von den damaligen Schülern S. Mayer, der Prager Histolog Přibram, Professor der inneren Medizin, Ph. Knoll, Professor der allgemeinen Pathologie in Prag bereits vor ihm dahingegangen, während eine grosse Zahl ihren Meister überlebte. Es seien nur hier genannt: W. Biedermann, C. v. Hess, F. B. Hofmann, H. E. Hering, Münzer, Steinach, Wiener. Auch Löwit, Hofmeister und Head waren vorübergehend im Hering'schen Laboratorium tätig.

Als Carl Ludwig 1895 in Leipzig starb, wurde Ewald Hering, wie einst in Wien, wieder zu seinem Nachfolger berufen. Obgleich er bereits über 60 Jahre zählte, als er nach Leipzig übersiedelte, ging er mit jugendlicher Frische daran, das Leipziger Institut, soweit es ohne vollständigen Umbau möglich war, neuzeitlich umzugestalten. Unter ihm entstand der Anbau mit grossem Hörsaal und daran anstossenden, praktisch eingerichteten Demonstrationsräumen. Auch schuf er eine sinnesphysiologische Abteilung, wie sie wohl in keinem anderen Institut in gleicher Vollkommenheit besteht. Ebenso wurden unter ihm für elektrophysiologische Arbeiten wichtige Einrichtungen geschaffen.

Trat Hering in Leipzig auch nicht, wie in Prag, im öffentlichen Leben hervor, so hat er im Institut fast bis zuletzt als unermüdlicher Forscher und erfolgreicher Lehrer gewirkt. Auch in Leipzig führte er zum Teil in Gemeinschaft mit seinen Schülern seine sinnesphysiologischen Arbeiten weiter. So veröffentlichte er 1898 gemeinsam mit Hess eine Untersuchung an Totalfarbenblinden[1]), die für einen sehr genau beobachteten Fall ergab, dass sicher foveales Sehen bestand und, wie beim Normalen, der zentrale Netzhautbezirk im gut dunkeladaptierten Auge relativ weniger erregbar war als die umgebenden Netzhautteile. Diese Feststellung war bedeutungsvoll gegenüber den Theorien von König und v. Kries, dass sich der Totalfarbenblinde vom Normalen durch Fehlen bzw. Funktionsuntüchtigkeit der Zapfen unterscheiden soll.

In derselben Richtung liegt seine noch 1915[2]) erschienene Mitteilung über das Purkinje'sche Phänomen im zentralen Bezirke des Sehfeldes. Er zeigt hier nicht nur, dass unter Innehaltung der

1) Hering-Hess, Untersuchungen an Totalfarbenblinden. Pflüger's Arch. Bd. 71 S. 105. 1898.

2) Hering, Das Purkinje'sche Phänomen im zentralen Bezirke des Sehfeldes. v. Gräfe's Arch. f. Ophth. Bd. 90. 1915.

richtigen Versuchsbedingungen das Purkinje'sche Phänomen auch innerhalb der Fovea zustandekommt, sondern weist auch darauf hin, welche Fehlerquellen die Ursache gewesen sein mögen, dass andere Forscher in dem fovealen Bezirk zu negativem Ergebnis kamen.

Die viel umstrittene allgemeine Frage nach der Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis war schon vorher unter Hering's Leitung im positiven Sinne entschieden worden[1]). Dieses Ergebnis hat für die vielfach versuchte scharfe Trennung der Funktion der Stäbchen und Zapfen hohe Bedeutung.

Eine klassische Darstellung seiner Anschauungen über die Vorgänge der nervösen Substanz gibt er in seiner Leipziger Antrittsvorlesung zur Theorie der Nerventätigkeit[2]). Er knüpft auch hier wieder an die Lehre Johannes Müller's von der spezifischen Energie der Nervenfaser an, erweitert aber die Vorstellungen dahin, dass in jedem Neuron wieder ein qualitativ verschiedenes chemisches Geschehen anzunehmen ist. Legt man diese Vorstellung zugrunde, so erscheinen Bahnung und Hemmung überhaupt, das „ganze Leben und Weben des Nervensystems in einem anderen Lichte". „Dann tritt an die Stelle der . . . Eintönigkeit dessen, was das Neuron von seinen Nachbarn erfährt, eine mehr oder weniger reiche Mannigfaltigkeit von Anregungen; und da auch das Neuron selbst verschiedenartiger Regungen fähig ist, so eröffnet sich nun die Möglichkeit, dass dasselbe auf verschiedene Impulse auch seinerseits in verschiedener Weise reagiert".

Vor länger als einem Jahrzehnt hatte der damals schon mehr als Siebzigjährige es unternommen, die Lehre vom Lichtsinn für das Handbuch von Gräfe-Sämisch neu zu bearbeiten. Leider war es ihm nicht vergönnt, diese klassische Darstellung der Licht- und Farbenlehre zu Ende zu führen; aber auch das bisher Erschienene bleibt für Physiologie und Ophthalmologie von unschätzbarem Werte.

So reich der Inhalt seiner Arbeiten ist, so schön ist auch ihre äussere Form. Seine kurzen, klaren, oft bilderreichen Sätze erinnern an Goethe'schen Stil. Wie gut konnte er in öffentlichen Vorträgen die grossen, uns alle bewegenden Lebensfragen durch seine klare, oft geradezu poetische Darstellung verständlich machen, wie

1) Dittler u. Koike, Über die Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 46 S. 166. 1912.

2) Hering, Zur Theorie der Nerventätigkeit. Leipzig 1899.

es aus den oben gegebenen Zitaten aus seinen Vorträgen, namentlich aus seinem Vortrag über das Gedächtnis wohl zur Genüge hervorgeht. Er galt mit Recht als Philosoph unter den Physiologen[1]), verschmähte es aber nicht, neben grosszügigen Theorien in emsiger Kleinarbeit einzelne zuverlässige Bausteine für das Gebäude der Wissenschaft beizutragen.

Neben seiner eigenen Forschertätigkeit legte Hering grosses Gewicht auf den Unterricht. Seinen klaren anschaulichen Vortrag verband er mit zahlreichen, sorgfältig vorbereiteten und schlagenden Versuchen. Er ging von dem gewiss richtigen Standpunkt aus, dass Physiologie nur durch die Anschauung der Einzelvorgänge, wie sie gutgeleitete Experimente liefern, gelernt werden kann. Ich erinnere hier namentlich an seine prachtvollen optischen Versuche. Seinen engeren Schülern und Mitarbeitern im Institut widmete er einen grossen Teil seiner Zeit. Und viele wichtige Untersuchungen, nicht nur der Sinnesphysiologie, sondern auch vieler anderer Gebiete gehen auf seine Anregungen zurück oder wurden doch in ihrer Entwicklung durch seine Ratschläge günstig beeinflusst. So enthalten die stattlichen Bände der Leipziger Institutsarbeiten 115 einzelne Beiträge seiner Schüler. Bei den ersten Experimenten des Anfängers leistete er oft stundenlang Hilfe, um ihn auf alle kleinen Fehler der unvollkommenen Technik hinzuweisen und brauchbare Resultate herbeizuführen. Wie gern ging er nach der Vorlesung durch die Laboratoriumsräume, um jedem zu raten und von den Fortschritten der Arbeit zu hören. Wie oft wurden durch seine Unterhaltungen neue Versuchspläne angeregt. Besonderen Wert legte er darauf, dass auch die schriftliche Darstellung der Versuche eine einwandfreie war. Wie es F. B. Hofmann in seiner Rede am Sarge Hering's sehr treffend bezeichnete, war die scharfe, aber gerechte Kritik Hering's, zu der der Schüler wie zu einem Kampfe auszog, einem „stärkenden Stahlbad" zu vergleichen. Hatte das Manuskript aber Hering's Zensur passiert, so konnte man sicher sein, dass selbst im Falle der Polemik der Gegner keine wesentlichen Angriffspunkte finden konnte. Damit soll aber durchaus nicht gesagt sein, dass Hering von seinen Mitarbeitern ein „jurare in verba magistri" verlangte, dass sie sich kritiklos zur Ansicht des Meisters bekannten.

---

1) Ashler, E. Hering zum 50jährigen Doktorjubiläum. Deutsche med. Wochenschr. 1910.

Er liess sehr wohl andere Anschauungen gelten, nur mussten sie durch zuverlässige Versuche und folgerichtige Überlegungen ausreichend gestützt sein. Ja, er freute sich stets, wenn seine Schüler eigene originelle Ideen entwickelten.

Diese scharfe kritische Ader, der seine Schüler ausserordentlich viel verdanken, tritt auch in Hering's eigenen Werken sehr deutlich hervor. Er war aber nicht nur kritisch gegen sich selbst, sondern ebenso auch gegen seine im gleichen Gebiet arbeitenden Fachgenossen, ohne Ansehen der Person. Bei einem fremden, von seinen Funden abweichenden Ergebnis suchte er zunächst durch gründliches Studium festzustellen, auf welchen Ursachen die Unterschiede beruhten. Das war für ihn die Vorbedingung, ehe er Kritik übte. Dadurch wurden aber seine polemischen Untersuchungen auch schöpferisch; denn sein scharfer Blick führte ihn bei mancher Nachprüfung zu neuen wichtigen Ergebnissen. War er aber von einem Irrtum seines Gegners überzeugt, so legte er sachlich, aber als scharfer Kämpfer für die Wahrheit die Fehler des Gegners klar. In manchen seiner Kritiken kam auch der Humor, der ihm im hohen Maasse eigen war, zu seinem Recht. So z. B., wenn es heisst: „Die Anwendung eines Fernrohrs, um Objekte kleiner zu sehen, ist hier unerwartet," oder: „Dies würde auf das Wesen der Farbenblindheit ein ganz neues Licht oder vielmehr eine ganz neue Dunkelheit werfen." Manche seiner Urteile sind dabei oft recht hart, aber richtig. So z. B.: „Die Versuche bieten, abgesehen von den irrigen Schlussfolgerungen nichts wesentlich Neues." Trotz mancher harten Urteile geht aus der ganzen Art seiner Polemik hervor, dass er nur im Interesse der Sache kämpft. So bittet Hering nach scharfer Verteidigung seiner Lehre von der identischen Sehrichtung gegen Classen diesen „ihm persönlich werten Verfasser der besprochenen Abhandlung, in der unverhüllten Darlegung seiner Ansicht nichts weiter sehen zu wollen als den Ausdruck eines reinen Interesses für eine Frage, deren endliche Beantwortung für Ophthalmologie, Physiologie und Psychologie von hoher Bedeutung ist". Die ritterliche Art seiner literarischen Kampfesweise wird auch durch folgende Stelle einer gegen Du Bois-Reymond gerichteten Untersuchung beleuchtet: „Hiermit könnte ich schliessen, wenn mir nicht gegenüber einem um die tierische Elektrizitätslehre so hoch verdienten Forscher die Pflicht erwüchse, das soeben kurz Ausgesprochene ausführlich zu begründen und mit den bezüglichen Zitaten zu belegen."

Das Lebensbild Ewald Hering's wäre unvollständig, wollte man nicht auch noch seiner anderen menschlichen Eigenschaften kurz gedenken. Die Zuverlässigkeit, die er von seinen Schülern forderte, war ihm selbst im höchsten Maasse eigen. Trotz aller äusseren Auszeichnungen, wie die Gräfe-Medaille und den Orden pour le mérite, blieb er schlicht und bescheiden. Gütig gegen jeden, sei es arm oder reich, der ihm mit einer Bitte nahte, hart und unerbittlich aber, wenn es galt, ein Unrecht zu bekämpfen. Er besass eine grosse Selbstbeherrschung, und nur selten, dann aber mit elementarer Gewalt konnte sein Zorn losbrechen. Die wenigen freien Stunden, die ihm seine Wissenschaft liess, widmete er seiner Familie und seinen Freunden, und dazu durften sich ja alle seine Schüler rechnen, die ihm in Liebe und Verehrung zugetan waren. In ihnen wird seine Art weiterleben.

Aber auch in der Wissenschaft sind seine Gedanken bestimmend und befruchtend gewesen, so dass für ihn der Satz, mit dem er seinen Vortrag über das Gedächtnis schloss, in besonderem Maasse gilt: „Das bewusste Gedächtnis des Menschen erlischt mit dem Tode, aber das unbewusste Gedächtnis der Natur ist treu und unaustilgbar, und wem es gelang, ihr die Spuren seines Wirkens aufzudrücken, dessen gedenkt sie für immer."

(Aus dem pharmakologischen Institut der Reichsuniversität Utrecht.)

Quantitative Untersuchungen über den Antagonismus von Giften.

I. Mitteilung.

Pilocarpin—Atropin.

Von

A. P. van Lidth de Jeude[1]).

(Mit 1 Textfigur.)

Die merkwürdige Erscheinung, dass die Wirkung eines Giftes durch ein anderes aufgehoben werden kann, ist schon mehrfach Gegenstand experimenteller Untersuchungen und theoretischer Auseinandersetzungen gewesen. Ausführlichere Besprechungen über das Wesen und die verschiedenen Formen des Antagonismus findet man bei Magnus[2]), Straub[3]) und Meyer-Gottlieb[4]).

1) Diese Arbeit stellt einen kurzen Auszug aus meiner Dissertation dar: A. P. van Lidth de Jeude, Quantitatieve onderzoekingen over het antagonisme van sulfas atropini tegenover hydrochloras pilocarpini, salicylas physostigmini en hydrochloras muscarini (Grübler) op overlevende darmen van zoogdieren. 157 S. mit 30 Tabellen und 61 Abbildungen. Utrecht 1916. Verlag van A. H. Kruijt, Amsterdam. Auf diese Arbeit wird für alle hier nicht erwähnten Einzelheiten verwiesen.

2) R. Magnus, Die Bewegungen des Verdauungskanals. Ergeb. d. Physiol. Bd. 7 S. 28. 1908. — R. Magnus, Pharmakotherapie. Lehrb. d. Therapie inn. Krankheiten v. Krause u. Garré, Bd. 1. — R. Magnus, Kann man den Angriffspunkt eines Giftes durch antagonistische Giftversuche bestimmen? Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 111. 1908.

3) W. Straub, Quantitative Untersuchungen über das Eindringen von Alkaloiden in lebende Zellen. Pflüger's Arch. Bd. 98 S. 233. 1903. — W. Straub, Zur chemischen Kinetik der Muskarinwirkung und des Antagonismus Muskarin—Atropin. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 127. 1907.

4) Meyer und Gottlieb, Experimentelle Pharmakologie, 3. Aufl., S. 553.

Bei der Verwickeltheit der Antagonismusfrage lag es nahe, die Wirkung möglichst spezifisch wirkender Gifte auf möglichst beschränkte Organteile zu untersuchen, und daher den Antagonismus verschiedener Alkaloide an überlebenden Organen zum Gegenstand des Experimentes zu machen. Für die ausführliche Übersicht der diesbezüglichen Literatur sei auf meine Dissertation [1]) verwiesen. Hier sollen nur die Hauptergebnisse früherer Untersucher erwähnt werden, soweit sie für die nachfolgende Arbeit von Bedeutung sind. Hierbei werden nur solche Fälle von Antagonismus in Betracht gezogen, welche nach dem Typus Atropin—Pilocarpin verlaufen.

Straub [2]) untersuchte die Wirkung verschiedener Gifte auf überlebende Kaltblüterherzen (Aplysia limacina, Torpedo ocellata und Rana esculenta) und studierte hierbei auch den Antagonismus zwischen Muskarin und Atropin. Hierbei stellte sich heraus, dass Muskarin sowohl das Herz von Aplysia, als auch die Herzen von Torpedo und Rana zum Stillstand bringt. Atropin dagegen wirkt auf das Aplysienherz nicht, wohl aber auf die Herzen von Torpedo und Rana. In Übereinstimmung damit zeigte es sich, dass am Aplysienherzen sich der Muskarinstillstand nicht durch Atropin aufheben lässt, wohl aber am Herzen von Torpedo und Rana. Am Froschherzen beeinflussen Atropin einerseits und Muskarin—Pilocarpin andrerseits nach Straub [3]) das Elektrokardiogramm im entgegengesetzten Sinne. Bei antagonistischer Gegenwirkung heben sich diese Einflüsse gegenseitig auf. — Bekanntlich betrachtet Straub die Muskarin- (und auch die Pilocarpin- und Physostigmin-) Wirkung als die Folge eines Reizes, der während des Hineinwanderns des Giftes aus der Aussenflüssigkeit ins Gewebe entsteht, wobei die Geschwindigkeit des Eindringens ausschlaggebend für die Intensität der Wirkung ist (Potentialgifte). Nach Straub's Auffassung wird die Geschwindigkeit, womit das Muskarin ins Herz eindringt, durch Atropin verringert, so dass zwar eine gleich grosse Menge Muskarin im Herzen gespeichert werden kann, aber infolge der geringeren Eindringungsgeschwindigkeit die Wirkung des Muskarins ausbleibt. Beim Aufheben des Muskarinsstillstandes am Herzen durch Atropin

---

1) Siehe Anmerkung 1 auf S. 523.

2) W. Straub, a. a. O.

3) W. Straub, Das elektromotorische Verhalten der Gifte der Muskarin- und Atropingruppe am Froschherzventrikel. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26 S. 990. 1912.

findet also nach Straub keine Verdrängung des Muskarins statt, sondern nur die Wanderungsgeschwindigkeit wird vermindert[1]).

Nachdem Magnus[2]) seine Methode zur Registrierung der Bewegungen überlebender Darmstücke ausgearbeitet hatte, wurde von ihm und seinen Schülern die Wirkung verschiedener Gifte auf den isolierten Darm verschiedener Tiere untersucht. Dabei wurde auch der Antagonismus des Atropins gegen Muskarin, Pilocarpin und Physiostigmin zum Gegenstand der Versuche gemacht. Auf Grund von diesen Experimenten und von solchen am quergestreiften Muskel und der Iris stellte Magnus[3]) fest: erstens, dass ein Gift auch an einer anderen Stelle antagonistisch wirken kann, als wo es am unvergifteten Körper oder Organ seinen Angriffspunkt hat; zweitens, dass ein Gift, das die durch ein anderes Gift gesetzte Erregung eines Organs aufhebt, dabei dieses Organ nicht zu lähmen braucht; drittens, dass ein Gift schon in so kleinen Dosen antagonistisch wirken kann, welche am unvergifteten Organ überhaupt noch keine Wirkungen entfalten. Magnus diskutiert die Möglichkeit, dass der Mechanismus dieses Antagonismus ausser auf die Straub'sche Weise und ausser als Änderung der Verteilung im Sinne Ehrlich's auch noch als eine Verdrängung des erst anwesenden Giftes (Pilocarpin oder Physostigmin) durch das antagonistisch wirkende Gift (Atropin usw.) aufgefasst werden könnte. Nach Langley's[4]) Ansicht sprechen die

---

1) Eine wichtige Stütze erhielt die Anschauung, dass das Wandern der genannten Gifte als Reiz wirkt, durch zwei Arbeiten aus dem hiesigen Institut von Neukirch (Physiologische Wertbestimmung am Dünndarm. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 153. 1912) und Kuijer und Wijsenbeek (Über Entgiftungserregung und Entgiftungshemmung. Pflüger's Arch. Bd. 154 S. 16. 1913), welche zeigten, dass das Auswandern verschiedener Gifte aus einer giftbeladenen Darmschlinge eine neue Erregung zur Folge hat.

2) R. Magnus, Untersuchungen am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. Mitt. 1—5. Pflüger's Arch. Bd. 102 S. 123 u. 349, Bd. 103 S. 515 u. 525, Bd. 108 S. 1. 1904—1905. — R. Magnus, Die Bewegungen des Verdauungsrohres. Tigerstedt's Handb. d. physiol. Methodik Bd. 2 H. 1 S. 99. 1911. — R. Magnus, Atropin. Real-Enzyklopädie d. ges. Heilkunde, 4. Aufl., Bd. 2 S. 77. 1907. — R. Magnus, Zur Wirkung kleinster Atropinmengen auf den Darm. Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 95. 1908.

3) R. Magnus, Kann man den Angriffspunkt eines Giftes durch antagonistische Giftversuche bestimmen? Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 111. 1908.

4) J. N. Langley, The antagonism of curari and nicotine in skeletal muscle. Journ. of physiol. vol. 48 p. 74. 1914.

Resultate seiner Versuche über den Antoganismus Nikotin—Kurare am quergestreiften Muskel ebenfalls für die Verdrängungstheorie, und zwar sollen die beiden Gifte sich gegenseitig aus chemischen Verbindungen mit bestimmten Zellbestandteilen verdrängen.

Man wird in der Erklärung des Antagonismus so lange nicht über Vermutungen und Hypothesen hinauskommen, als man nicht über hinreichend genaue quantitative Untersuchungen über eine grössere Reihe antagonistischer Giftpaare an verschiedenen Organen verfügt. Bisher sind in dieser Hinsicht nur bescheidene Ansätze gemacht worden. Magnus[1]) fand in einigen vorläufigen Versuchen am isolierten Katzendarme in Ringer'scher Flüssigkeit, dass zur Aufhebung der Erregung, welche durch Pilocarpindosen von 1—50 mg verursacht war, in allen Fällen Dosen von $^1/_{10}$ mg Atropin genügten, während $^1/_{100}$ mg nur unvollständig wirksam war; bei Steigerung der Pilocarpindosis um das 50fache stieg also die zugehörige Atropindosis nicht um denselben Betrag, sondern blieb entweder (wie Magnus annahm) unverändert oder stieg jedenfalls um weniger als das 10fache. Nach Langley[2]) soll die zur Aufhebung des Nikotinflimmerns am Froschsartorius erforderliche Kuraredosis ebenfalls von der Höhe der vorherigen Nikotindosis unabhängig sein. Eingehendere Versuche hierüber stehen noch aus.

Zu einem ganz anderen Ergebnis kam neuerdings Cushny[3]), der am Hunde die quantitativen Verhältnisse des Antagonismus von subkutan eingespritztem Atropin und Pilocarpin auf die Speichelsekretion untersuchte; er fand, dass die Mengen Atropin, welche genügen, um die Wirkung von steigenden Pilocarpindosen aufzuheben, direkt proportional der angewandten Pilocarpinmenge sind, so zwar, dass stets die erforderliche Atropindosis $^1/_{20}$ der gebrauchten Pilocarpindosis beträgt. Ähnliche Beziehungen hat Langley bezüglich des Antagonismus Nikotin—Kurare auf die tonische Kontraktion des quergestreiften Froschmuskels gefunden; und zwar verhielten sich die Kurare- zu den Nikotindosen am Sartorius stets wie 1 : 50 bzw.

---

1) R. Magnus, Kann man den Angriffspunkt eines Giftes durch antagonistische Giftversuche bestimmen? Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 111. 1908.

2) J. N. Langley, a. a. O.

3) A. R. Cushny, Quantitative observations on antagonism. Journ. of pharmacol. and exper. therap. vol. 6 p. 439. 1915.

1 : 100, am Flexor carpi radialis wie 1 : 2, am Rectus abdominis wie 5 : 2.

Bei dieser Sachlage erschien es notwendig, die quantitativen Beziehungen zwischen den Mengen antagonistisch wirkender Alkaloide auf breiterer Grundlage genauer zu untersuchen. Als besonders geeignetes Objekt wählte ich hierfür den isolierten Säugetierdarm als erregende Gifte zunächst Pilocarpin, Physostigmin und Muskarin, als antagonistisch wirkendes Gift Atropin. Das Hauptziel war, zu entscheiden, ob ein konstantes Verhältnis zwischen der angewandten Pilocarpin- usw. Menge und der zur Aufhebung ihrer Wirkung erforderlichen Atropindosis nachgewiesen werden kann, oder ob die Atropindosen sich als (relativ) unabhängig von der vorher gegebenen Pilocarpin- usw. Menge erweisen. Im ersteren Falle würden Langley's und Cushny's Anschauungen, im zweiten die von Magnus für den untersuchten Fall gelten.

Schon in einer ersten Untersuchungsreihe, die ich 1911 im hiesigen Institut anstellte, und wobei der Antagonismus Pilocarpin—Atropin, Physostigmin—Atropin und Muskarin—Atropin an isolierten Katzen-, Kaninchen- und Meerschweinchendärmen untersucht wurde, zeigte es sich, dass Magnus' Auffassung im allgemeinen richtig war, dass also die zum Antagonismus erforderliche Atropinmenge relativ unabhängig von der vorher gegebenen Pilocarpin- (Physostigmin-, Muskarin-)Menge ist. Es stellte sich aber dabei heraus, dass der damals von mir benutzten Methode eine Menge von Fehlern anhafteten, welche zum Gewinnen genauerer Resultate vermieden werden mussten. Ich habe daher neue Versuche mit verbesserter Methodik angestellt und mich dabei auf das Studium der quantitativen Verhältnisse bei der Pilocarpin—Atropinwirkung am Kaninchendarm beschränkt, weil sich in meinen ersten Versuchen herausgestellt hatte, dass der Antagonismus Physostigmin— und Muskarin—Atropin prinzipiell im gleichen Sinne verlief und auch die Ergebnisse bei Därmen verschiedener Tiere im wesentlichen übereinstimmten.

Über die Ergebnisse dieser letzten Versuchsreihe soll in der vorliegenden Arbeit berichtet werden. Hierbei wird an erster Stelle das quantitative Verhältnis der Pilocarpin—Atropinwirkung zur Sprache kommen. Ausserdem werden noch Untersuchungen über den Einfluss von Temperaturänderungen, von Änderungen der Nährflüssigkeit usw. auf das Zustandekommen des Antagonismus be-

sprochen werden. Eine ausführliche Mitteilung über sämtliche von mir angestellten Versuche findet man in meiner (holländischen) Dissertation.

Die Versuche sind inzwischen mit anderen Giftpaaren und anderen Versuchsmethoden im hiesigen Institut fortgesetzt worden, um allmählich zu einem genaueren Verständnis des Antagonismus zu gelangen.

Methodik.

Die Versuchsanordnung war im wesentlichen dieselbe wie die, welche Neukirch[1]) bei früheren Untersuchungen im hiesigen Institut angewandt hatte. Es wird hierbei einem frisch getöteten Kaninchen der Dünndarm entnommen und sofort in eine Schale mit Tyrode'scher Flüssigkeit von etwa 32° C. gebracht. Der Darm wird dann zweimal mit Tyrode-Lösung ausgespritzt, dabei zweimal in anderen Schalen mit reiner Tyrode-Lösung abgespült und schliesslich in Tyrode-Lösung von etwa 28—30° C., durch welche Sauerstoff perlt, aufbewahrt. Auf diese Weise bleibt der Darm stundenlang in reaktionsfähigem Zustande. Es wurden dann jedesmal Stückchen von etwa 3 cm Länge abgeschnitten, in den von Neukirch[1]) abgebildeten Glasgefässen aufgehängt und ihre Bewegungen auf einem Kymographion registriert. Die Glasgefässe hatten einen Inhalt von 15, 75 und 150 ccm. Drei von diesen Gefässen (eines von 15, eines von 75 und eines von 150 ccm) standen zusammen in einem gläsernen Wasserbad von 1,3 Liter, dessen Temperatur durch einen Thermoregulator auf konstanter Höhe erhalten wurde. An einem besonders zu diesem Zwecke konstruierten Kymographion waren vier derartige Bechergläser aufgestellt, so dass gleichzeitig die Bewegungen von zwölf Darmstücken registriert werden konnten. In jedes Glasgefäss mündete von unten ein Glasröhrchen ein, durch welches Sauerstoff in die Flüssigkeit perlte. Da die Grösse der verschiedenen Gefässe sich verhielt wie 1:5:10, konnte in bequemer Weise die Wirkung der Gifte bei gleicher Dosis und gleicher Konzentration, bei gleicher Dosis und wechselnder Konzentration, bei wechselnder Dosis und gleicher Konzentration und schliesslich auch bei wechselnder Dosis und wechselnder Konzentration untersucht werden.

In den Hauptversuchen wurde der Tyrode-Flüssigkeit zuerst Pilocarpin zugefügt. Danach liess ich aus einer Pipette so viel Atropin zufliessen, bis die durch die Pilocarpinwirkung aufgetretene Erregung der Darmbewegungen und die Tonuserhöhung aufgehoben war. Es wurde jedesmal 1/4 ccm der Atropinlösung gegeben. Trat nach 20 Sekunden kein Antagonismus auf, so wurde wieder 1/4 ccm gegeben usw., bis sich die antagonistische Wirkung deutlich zeigte. Es wurde dann notiert, wie oft 1/4 ccm zugefügt worden war. In den beigegebenen Tabellen ist die in Kubikzentimetern zugefügte Atropinmenge stets umgerechnet und angegeben, wievielmal 0,000 625 mg Atropin zugefügt worden ist. Das war nämlich die kleinste Atropinmenge, nach der

das Auftreten von Antagonismus beobachtet wurde. Es ist das 1/4 ccm einer Lösung, die 0,0025 mg im Kubikzentimeter enthält.

In meinen Versuchen wurde also das Atropin stets zur Versuchsflüssigkeit zugesetzt, während sich das Pilocarpin noch darin befand. Nur so kann man einwandfreie Resultate bekommen. Denn erstens hat Neukirch gezeigt, dass, wenn man den pilocarpinvergifteten Darm in reine Tyrode-Lösung bringt, die Erregung zurückgeht, und zweitens würde man beim Wechsel der Flüssigkeit und nachherigem Atropinzusatz zwei Einflüsse auf den Darm einwirken lassen, von denen man nur einen untersuchen will.

Wenn im folgenden von Pilocarpin und Atropin die Rede ist, so wird darunter stets Pilocarpinum hydrochloricum und Atropinum sulfuricum verstanden.

Es sollen jetzt zuerst die verschiedenen Versuchsfehler besprochen werden, welche bei dieser Arbeitsweise störend wirken können, und daher vermieden werden müssen.

Versuchsfehler.

1. Schon bei den ersten Versuchen stellte sich heraus, dass die Därme verschiedener Kaninchen gegen Pilocarpin und Atropin nicht ganz gleich empfindlich sind. Überdies reagierten die proximalen Stücke ein und desselben Darms manchmal besser als die distalen. Deshalb dürfen nur Versuchsergebnisse, welche an Darmstücken des gleichen Darmes gewonnen wurden, miteinander verglichen werden, und ausserdem verwendet man für genauere Parallelversuche nur möglichst dicht beieinander gelegene Darmstückchen.

2. Weil die Empfindlichkeit der Därme gegen die benutzten Gifte bei verschiedenen Tieren nicht genau gleich ist, habe ich in den früheren Versuchen stets am Anfang jeder Reihe durch Vorversuche festgestellt, welche Dosis Atropin ungefähr genügte, um eine bestimmte Pilocarpinerregung aufzuheben. Je nach dem Ergebnis dieser Prüfung wurde dann eine stärkere oder schwächere Atropinlösung für den Hauptversuch gewählt. In diesem musste die Atropinlösung jedenfalls so schwach sein, dass der erste zugefügte 1/4 ccm noch keine antagonistische Wirkung auslöste, da es sonst möglich blieb, dass die zugesetzte Atropindosis immer noch zu gross gewesen war. Der Gebrauch von Atropinlösungen verschiedener Stärke erwies sich aber als ein Fehler. Nach einer grösseren Anzahl von Versuchen, in denen sehr schwankende Werte für die antagonistischen Atropindosen gefunden wurden, ergab sich, dass diese Werte mit der Konzentration der angewandten Atropinlösungen anstiegen. So verhielt sich in einer Versuchsreihe die Stärke der Atropinlösungen wie 140 : 10 : 2 : 1, während die zum Zustandekommen des Antagonismus scheinbar erforderlichen

Atropinmengen sich ungefähr verhielten wie 175 : 11,7 : 2,7 : 1. In einer anderen Versuchsreihe stieg die Konzentration der Atropinlösung wie 1 : 4 : 10 : 20, die benötigten Atropinmengen wie 1 : 2,6 : 4,3 : 6,6. Je verdünnter also die Atropinlösung war, desto weniger Atropin war zum Zustandekommen des Antagonismus erforderlich. Die Erklärung hierfür ist einfach. Es wurde in diesen anfänglichen Versuchen in regelmässigen Abständen von einigen (5—20) Sekunden je 1/4 ccm der Atropinlösung zugefügt, bis der Antagonismus eintrat. Offenbar ist diese Zeit zu kurz, um die in grösseren Konzentrationen zugeführten Atropinmengen zur vollen Wirkung kommen zu lassen. Daher wird neue Lösung zugesetzt, ehe die vorige Gabe ihren vollen Effekt entfaltet hat, und dadurch unter Umständen ein beträchtlich zu hoher Wert gefunden. Der Fehler muss um so grösser ausfallen, je konzentrierter die Atropinlösung ist. Um ihn zu vermeiden, muss man daher mit niedrigen Atropinkonzentrationen arbeiten und ferner die Konzentration der zuzufügenden Atropinlösung in allen Versuchen konstant halten. Wie oben erwähnt, erwies sich als geeignete Konzentration 0,0025 mg Atropin im Kubikzentimeter. Nur in seltenen Ausnahmefällen trat nach 1/4 ccm dieser Lösung bereits der Antagonismus ein.

3. Es ist klar, dass bei unserer Versuchsanordnung nicht nur die Stärke der zu benutzenden Atropinlösung von Wichtigkeit ist, sondern auch das Zeitintervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden Atropindosen. In den anfänglichen Versuchen liess ich nur 5 Sekunden zwischen der Zufügung zweier Atropindosen verstreichen. Dieser Abstand ist aber viel zu kurz und genügt nicht, um eine gleichmässige Verteilung des Atropins im Versuchsgefäss und den Eintritt der Reaktion des Darmes vor dem Zusatz der nächsten Dosis zu gewährleisten. Bei Verwendung der oben genannten verdünnten Lösung und Berücksichtigung einiger weiterer Vorsorgsmaassregeln (s. u. auch 4) genügt aber ein Zeitabstand von 20 Sekunden für eine hinreichende Durchmischung. Wählt man die Intervalle noch grösser, so hat man den Nachteil, die Atropindosen über eine zu lange Zeit zu verzetteln.

4. In allen Versuchen wurde selbstverständlich für eine hinreichende Sauerstoffzufuhr gesorgt, indem durch die Nährflüssigkeit langsam Sauerstoff perlte. Die Tyrode-Lösung war also stets mit O_2 gesättigt. Nichtsdestoweniger übten doch Unterschiede in der Geschwindigkeit der Sauerstoffzufuhr einen Einfluss auf die für das Zustandekommen des Antagonismus nötige Atropinmenge aus. Und zwar nicht etwa dadurch, dass vitale Bedingungen des Darmes geändert wurden, sondern lediglich durch eine Änderung der Mischungsgeschwindigkeit der zugefügten Atropinlösung mit der Flüssigkeit im Versuchsgefäss. Bei kräftigem Sauerstoffstrom mischte sich selbstverständlich die zuerst zugeführte Atropinmenge besser und hatte innerhalb 20 Sekunden, eventuell schon eher, die Pilocarpinwirkung beseitigt, während bei schwacher Sauerstoffzufuhr und schlechterer Mischung die antagonistische Wirkung noch ausblieb und daher noch einmal 1/4 ccm Atropinlösung zugesetzt wurde, so dass sich eine zu hohe Atropindosis ergab. Dieser Einfluss der Stärke des Sauerstoffstromes geht deutlich aus Tabelle I hervor.

Tabelle I.

Atropindosen (in Vielfachen von 0,000625 mg), welche bei verschieden starker Sauerstoffzufuhr die Erregung durrh 1 mg Pilocarpin aufheben.

	Gefäss von 15 ccm	Gefäss von 75 ccm	Gefäss von 150 ccm	Im Mittel
Bei O_2 — . . .	4,375	6,0	6,75	5,7
Bei O_2 + . . .	3,5	3,875	4,75	4,04
Bei O_2 ++ . . .	2,125	2,75	3,75	2,875

Es wurden die zur Aufhebung der Erregung nach 1 mg Pilocarpin erforderlichen Atropinmengen festgestellt, wenn unter sonst gleichen Bedingungen: a) die Sauerstoffzufuhr unmittelbar vor dem Atropinzusatz ganz abgestellt wurde (O_2 —); b) der Sauerstoffstrom mässig stark war (O_2 +); c) der Sauerstoffstrom sehr kräftig war (O_2 + +). Wie aus Tabelle I ersichtlich ist, war im ersten Falle stets etwa die doppelte Atropinmenge nötig als im dritten Falle.

Da ein genaues Konstanthalten der Sauerstoffgeschwindigkeit in den zwölf Gefässen technisch kaum ausführbar ist, wurde in den späteren Versuchen stets dafür gesorgt, dass die O_2-Zufuhr kräftig war, so dass die Mischung sehr schnell vor sich gehen musste und kleine Unterschiede in der Geschwindigkeit des Sauerstoffstromes keinen Einfluss ausüben konnten.

5. Eine weitere Frage war, ob auch der zeitliche Abstand zwischen dem Zusatz der erregenden Pilocarpindosis und der antagonistischen Atropindosis die quantitativen Verhältnisse beeinflussen kann. Ich habe immer die Pilocarpinerregung sich voll entwickeln lassen und dann auf der Höhe der Erregung Atropin zugesetzt, bis der Schreibhebel nach unten absank. Wie unten zu zeigen sein wird, waren die Zeitunterschiede, welche bei unserer Versuchsanordnung in Betracht kamen, ohne wesentlichen Einfluss, während grössere Zeitunterschiede allerdings einen Einfluss auf die zum Antagonismus nötigen Atropinmengen ausüben (s. u. S. 544).

6. Der Einfluss der Temperatur auf den Antagonismus wird weiter unten besprochen. Hier sei nur erwähnt, dass in den genauen Versuchen die Versuchsgefässe stets auf 38° C. gehalten wurden, weil diese Temperatur als eine optimale für die Darmbewegungen zu betrachten ist.

Alle die Fehlerquellen, welche sich in den anfänglichen Experimenten gezeigt hatten, und deren Aufklärung eine ziemliche Mühe beanspruchte, sind in den späteren entscheidenden Versuchsreihen möglichst vermieden worden. Nur über das Ergebnis dieser einwandfreien Versuche wird hier ausführlich berichtet werden, während für die anderen Experimente (welche übrigens im Prinzip zu denselben Ergebnissen führten) auf meine Dissertation verwiesen wird.

Es wurden also folgende Bedingungen eingehalten:

1. Möglichst viele Versuche wurden am Darm ein und desselben Kaninchens angestellt und zu jeder einzelnen Serie stets nebeneinanderliegende Darmstückchen genommen. Versuche, welche am gleichen Tier vorgenommen wurden, sind in Tabelle III mit { gekennzeichnet.

2. Die benutzten Pilocarpindosen betrugen 0,05, 0,25, 1, 5, 10 und 25 mg Pil. hydrochlor. — Da die Grösse der Versuchsgefässe 15, 75 und 150 ccm betrug, konnten die Konzentrationen also von 1—5000 gesteigert werden.

3. Die angewandte Atropinlösung war stets von gleicher Stärke und enthielt, wenn nicht anders angegeben, im Kubikzentimeter 0,0025 mg Atropinsulfat. Von dieser Lösung wurde alle 20 Sekunden $^1/_4$ ccm zugefügt, bis der Antagonismus auftrat. In Tabelle III ist angegeben, wievielmal 0,000 625 mg Atropinsulfat in den verschiedenen Versuchen zugefügt wurde.

4. Der Sauerstoffstrom war immer kräftig.

5. Die Temperatur wurde konstant auf 38° C. gehalten.

Versuchsergebnisse.

Ehe zu einer Erörterung der quantitativen Verhältnisse des Antagonismus übergegangen werden kann, muss einiges über die Wirkung von Pilocarpin und von Atropin für sich allein kurz besprochen werden.

a) Pilocarpinwirkung.

In Übereinstimmung mit den im hiesigen Institut gemachten Erfahrungen von Neukirch[1]) trat nach Zusatz kleiner Pilocarpinmengen (0,01—0,03 mg salzsaures Pilocarpin in Gefässen von 100 ccm) meist eine geringe Tonuszunahme bei unveränderten oder vergrösserten Pendelbewegungen auf. Nach 0,1 mg erfolgte meist ziemlich starke Tonusvermehrung bei gleichbleibenden oder verkleinerten Pendelbewegungen. Nach 10 mg wurde der Tonus rasch gesteigert, die Pendelbewegungen hörten teilweise auf und kehrten danach gewöhnlich wieder teilweise zurück. Grössere Dosen bis 25 mg hatten noch intensivere Tonuszunahmen zur Folge; der Tonus sank dann allmählich wieder ab, und die Pendelbewegungen kehrten mehr oder weniger zurück. Dosen von 50 mg salzsaurem Pilocarpin sind als toxische zu betrachten.

Die Wirkung des Pilocarpins auf den isolierten Darm ist abhängig nicht von der absoluten Menge,

1) P. Neukirch, Physiologische Wertbestimmung am Dünndarm. Pflüger's Arch. Bd. 147 S. 153. 1912.

sondern von der Konzentration des Giftes in der Aussenflüssigkeit. Das liess sich durch die Verwendung von Gefässen wachsender Grösse (15, 75, 150 ccm Inhalt) mit aller Schärfe beweisen.

1. Zur Erzeugung schwacher Reizwirkungen braucht man in den grösseren Gefässen mehr Pilocarpin als in den kleinen (Tab. II).

2. Wird in alle drei Gefässe 0,05 mg Pilocarpin gebracht, so tritt in dem Gefäss von 150 ccm schwache, in 75 ccm etwas stärkere, in 15 ccm dagegen starke Erregung auf.

3. Tabelle II zeigt, dass zur Erzeugung der verschiedenen Grade der Erregung in den verschieden grossen Gefässen Pilocarpindosen erforderlich sind, welche sich genau oder nahezu so verhalten wie die Flüssigkeitsmengen, in denen sie gelöst werden.

Tabelle II.

Vers.-Nr.	Erregungsgrad	Gefäss-inhalt	Verhältnis der Flüssigkeitsmengen	Pilocarpinmengen in Vielfachen von 0,000625 mg	Verhältnis der Pilocarpindosen
252	Erste schwache Erregung	15:150	1:10	0,6:5,6	1:9,3
252	Deutliche Erregung	15:75:150	1:5:10	1,0:6,0:12,0	1:6:12
553	„ „	15:75:150	1:5:10	1,2:6,0:12,0	1:5:10
250	Starke Erregung	15:75:150	1:5:10	0,6:3,0: 6,0	1:5:10
253	„ „	15:75:150	1:5:10	1,4:8,4:13,6	1:6: 9,7

b) Atropinwirkung.

Während über die Wirkung des Pilocarpins auf den Darm die Befunde verschiedener Autoren gut übereinstimmen, bestehen Unterschiede in der Auffassung über die Wirkung, welche Atropin für sich allein auf den überlebenden Darm verschiedener Tiere ausübt.

Zuerst sei beschrieben, wie sich in meinen Versuchen die Wirkung verschiedener Atropinmengen auf den Kaninchendünndarm in Tyrode'scher Flüssigkeit äusserte.

0,001—0,02 mg Atropin: Verkleinerung der Pendelbewegungen, keine Tonusänderung,
0,05 mg Atropin: Verkleinerung der Pendelbewegungen, in der Hälfte der Fälle Tonusabnahme,
0,5 „ „ : meistens Verkleinerung der Pendelbewegungen, in einem Sechstel der Fälle Tonusabnahme,

1,5 mg Atropin: in allen Fällen Verkleinerung der Pendelbewegungen, in zwei Drittel der Fälle Tonusabnahme,
5,0 „ „ : meistens Verkleinerung der Pendelbewegungen, in einem Zwölftel der Fälle Tonusabnahme,
12,5 „ „ : in elf von zwölf Fällen Verkleinerung der Pendelbewegungen, in zwei Drittel der Fälle Tonusabnahme,
50,0 „ „ : meistens Verkleinerung der Pendelbewegungen, meistens Tonusabnahme,
100,0 „ „ : meistens Verkleinerung der Pendelbewegungen, meistens Tonusabnahme.

0,001—100 mg Atropinsulfat in 15—150 ccm Tyrode-Lösung rufen also fast immer eine Verkleinerung der Pendelbewegungen hervor, wobei sehr oft eine Tonusabnahme auftritt. Die Erfahrung Unger's[1]), dass sehr kleine Dosen Atropin die Darmbewegungen (vorübergehend) hemmen, konnte also bestätigt werden.

Unger hatte diese Beobachtung am Katzendarm in Ringer-scher Flüssigkeit gemacht. Bei einer Nachprüfung hatte Magnus[2]) niemals eine hemmende Wirkung kleinster Atropindosen am Katzendarm gesehen. Auch eine neuerliche Überprüfung im Breslauer pharmakologischen Institut, wo Unger gearbeitet hatte, fiel negativ aus (Pätz[3]). Dagegen zeigt nach Beobachtungen des hiesigen Institutes der Katzendarm in Tyrode-Lösung diese Anfangshemmung deutlich, und der Kaninchendarm in Tyrode lässt sie nach unveröffentlichten Versuchen von Neukirch und Guggenheim niemals vermissen. Auch am Kaninchendarm in situ wurde sie von P. Trendelenburg und von Katsch gesehen. Versuche zur Aufklärung dieser Anfangswirkung des Atropins sind im hiesigen Institut im Gange.

Nur in drei Versuchen wurde nach 50 mg Atropin eine Erregung der Pendelbewegungen beobachtet. Eine derartige Erregung ist von Magnus[4]) und Unger[1]) nach mittleren bis grossen Atropindosen am Katzendarm in Ringer-Lösung als regelmässige Erscheinung

---

1) M. Unger, Beiträge zur Kenntnis der Wirkungsweise des Atropins und Physostigmins auf den Dünndarm von Katzen. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 373. 1907.

2) R. Magnus, Zur Wirkung kleinster Atropinmengen auf den Darm. Pflüger's Arch. Bd. 123 S. 95. 1908.

3) W. Pätz, Beiträge zur Kenntnis der Wirkung des Arekolins auf den Darm. Zeitschr. f. exper. Path. u. Therapie Bd. 7 S. 596. 1910.

4) R. Magnus, Untersuchungen am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. Mitt. 5. Pflüger's Arch. Bd. 108 S. 1. 1905.

gesehen, und Kress[1]) fand sie auch am Kaninchendarm (nach 1,25—20 mg) in Ringer-Lösung, und zwar besonders dann, wenn die Bewegungen vorher schwach waren. Auch ich fand am Kaninchendarm in Ringer-Lösung die Erregung etwas häufiger als in Tyrode-Lösung, meist hatte aber auch hier Atropin eine hemmende Wirkung. Über die Bedingungen, unter welchen die Atropinerregung eintritt oder ausbleibt, werden im hiesigen Institut ebenfalls weitere Versuche angestellt.

Im Gegensatz zu dem, was über den Wirkungsmechanismus des Pilocarpins festgestellt wurde, ist für den Eintritt der Hemmung der Darmbewegungen nach kleinen Atropindosen bis etwa 5 mg nicht die Konzentration, sondern die absolute Menge entscheidend.

1. Die Hemmungswirkung tritt nach Dosen, die kleiner als 0,0005 mg Atropinsulfat sind, bei der von mir gebrauchten Versuchsanordnung nicht ein.

2. In einzelnen Fällen verkleinert 0,0005 mg bereits die Pendelbewegungen, und zwar kam das sowohl in Gefässen von 15, als auch von 75 und 150 ccm vor.

3. 0,001 mg Atropin bewirkt fast stets deutliche Abnahme der Pendelbewegungen, und zwar in gleicher Weise in 15, 75 und 150 ccm Flüssigkeit.

Die Hemmung durch diese minimalen Atropinmengen trat also in gleicher Stärke bei wechselnder Verdünnung auf und ist demnach von der absoluten Höhe der Atropindosis abhängig.

c) Antagonismus Pilocarpin—Atropin.

Es soll jetzt zur Besprechung der quantitativen Verhältnisse beim Antagonismus Pilocarpin—Atropin übergegangen werden. Dadurch, dass sowohl die Dosen Pilocarpin und Atropin beliebig variiert werden konnten, als auch Versuchsgefässe verschiedener Grösse benutzt wurden und immer mindestens zwölf Stückchen desselben Darmes in verschiedenen Gefässen gleichzeitig geprüft wurden, war es möglich, alle Beziehungen der Konzentration und der absoluten Menge beider Gifte durchzuuntersuchen. In meiner Dissertation sind alle diese einzelnen Versuchsreihen tabellarisch zusammengestellt, worauf hier verwiesen sei. Es lassen sich aber die Hauptergebnisse

1) K. Kress, Wirkungsweise einiger Gifte auf den isolierten Dünndarm von Kaninchen und Hunden. Pflüger's Arch. Bd. 109 S. 608. 1905.

der Arbeit übersichtlich an der Hand einer meiner letzten Versuchsreihen auseinandersetzen, und ich will mich daher zur Vereinfachung der Darstellung auf diese beschränken. Die übrigen, unter den verschiedensten Kombinationen von Mengen und Konzentrationen beider Gifte vorgenommenen Experimente führen durchweg zu denselben Resultaten.

In Tabelle III sind in Spalte 2 die benutzten Pilocarpindosen angegeben; dieselben liegen zwischen 0,05 und 25 mg. In jedem Versuche wurde die gleiche Pilocarpindosis zu 15, 75 und 150 ccm Tyrode-Flüssigkeit zugefügt, so dass diese Dosis in drei verschiedenen Konzentrationen auf den Darm einwirkte. Dasselbe gilt selbstverständlich für die verwendeten Atropindosen. Übersichtshalber sind in Tabelle IV für jede Pilocarpindosis nur die Mittelzahlen der Atropinmengen angegeben (berechnet nach Tabelle III), welche zum Zustandekommen des Antagonismus nötig waren.

Tabelle III.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Versuchsnummer	Pilocarpindosis	Zum Antagonismus nötige Dosis Atropin. sulfur. (Atropinlösung 1 ccm = 0,0025 mg, Zusatz von 1/4 ccm alle 20 Sekunden bis zur Wirkung)					
		Gefäss von 15 ccm		Gefäss von 75 ccm		Gefäss von 150 ccm	
	mg	mg	in Vielfachen von 0,000625 mg	mg	in Vielfachen von 0,000625 mg	mg	in Vielfachen von 0,000625 mg
323	0,05	0,000 625	1	0,001 875	3	0,001 8 5	3
327	0,05	0,002 5	4	0,001 875	3	0,002 5	4
333	0,05	0,002 5	4	0,002 5	4	0,002 5	4
342	0,05	0,000 625	1	0,001 25	2	0,001 875	3
352	0,05	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 25	2
357	0,05	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 25	2
367	0,05	0,001 25	2	0,001 875	3	0,002 5	4
326	0,25	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 25	2
334	0,25	0,001 875	3	0,002 5	4	0,002 5	4
338	0,25	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 875	3
341	0,25	0,001 875	3	0,001 25	2	0,002 5	4
347	0,25	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 875	3
349	0,25	0,000 625	1	0,001 875	3	0,002 5	4
353	0,25	0,001 25	2	0,001 875	3	0,001 875	3
358	0,25	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
371	0,25	0,000 625	1	0,001 25	2	0,001 25	2
373	0,25	0,001 25	2	0,002 5	4	0,003 125	5
374	0,25	0,001 875	3	0,003 125	5	0,002 5	4
378	0,25	0,001 875	3	0,003 125	5	0,003 125	5
324	1,00	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 25	2
328	1,00	0,001 25	2	0,002 5	4	0,003 125	5
329	1,00	0,001 875	3	0,002 5	4	0,002 5	4
339	1,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
345	1,00	0,001 25	2	0,002 5	4	0,002 5	4
361	1,00	0,001 25	2	0,003 125	5	0,003 125	5

Tabelle III (Fortsetzung).

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Versuchs-nummer	Pilocarpin-dosis	Zum Antagonismus nötige Dosis Atropin. sulfuric. (Atropinlösung 1 ccm = 0,0025 mg, Zusatz von 1/4 ccm alle 20 Sekunden bis zur Wirkung)					
		Gefäss von 15 ccm		Gefäss von 75 ccm		Gefäss von 150 ccm	
	mg	mg	in Vielfachen von 0,000 625 mg	mg	in Vielfachen von 0,000 625 mg	mg	in Vielfachen von 0,0 0625 m
364	1,00	0,001 25	2	0,001 25	2	0,001 875	3
365	1,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
331	5,00	0,003 75	6	0,003 75	6	0,003 75	6
337	5,00	0,002 5	4	0,002 5	4	0,003 125	5
346	5,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
348	5,00	0,001 875	3	0,003 125	5	0,003 125	5
354	5,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,003 75	6
359	5,00	0,003 125	5	0,003 125	5	0,003 75	6
363	5,00	0,002 5	4	0,003 125	5	0,003 75	6
370	5,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
375	5,00	0,007 5	12	0,007 5	12	0,007 5	12
380	5,00	0,003 125	5	0,003 125	5	0,003 125	5
332	10,00	0,004 375	7	0,008 125	13	0,005 625	9
335	10,00	0,001 875	3	0,002 5	4	0,003 125	5
343	10,00	0,001 875	3	0,001 875	3	0,001 875	3
350	10,00	0,002 5	4	0,004 375	7	0,004 375	7
355	10,00	0,002 5	4	0,002 5	4	0,002 5	4
362	10,00	0,004 375	7	0,004 375	7	0,004 375	7
372	10,00	0,003 75	6	0,002 5	4	0,003 75	6
376	10,00	0,009 375	15	0,009 375	15	0,010 625	17
377	10,00	0,002 5	4	0,003 125	5	0,005	8
379	10,00	0,01	16	0,010 625	17	0,010 625	17
381	10,00	0,004 375	7	0,004 375	7	0,004 375	7
382	10,00	0,003 75	6	0,005 625	9	0,005 625	9
325	25,00	0,001 25	2	0,002 5	4	0,003 75	6
336	25,00	0,005	8	0,005	8	0,005	8
340	25,00	0,002 5	4	0,002 5	4	0,002 5	4
344	25,00	0,003 125	5	0,003 125	5	0,003 125	5
351	25,00	0,004 375	7	0,008 125	13	0,010 625	17
356	25,00	0,005	8	0,008 125	13	0,008 75	14
360	25,00	0,002 5	4	0,005 625	9	0,005 625	9
366	25,00	0,005	8	0,007 5	12	0,007 5	12
368	25,00	0,007 5	12	0,006 625	10	0,006 25	10
369	25,00	0,004 375	7	0,005	8	0,005	8

Tabelle IV.

Mittelwerte von sämtlichen Versuchen aus Tabelle III.

Pilocarpin-dosis mg	Atropindosis in Vielfachen von 0,000 625 mg Atropin. sulfur.			
	Gefässe von 15 ccm	Gefässe von 75 ccm	Gefässe von 150 ccm	Mittelwerte aus allen Versuchen
0,05	2,29	2,71	3,14	2,71
0,25	2,25	3,08	3,5	2,94
1,00	2,375	3,375	3,625	3,125
5,00	4,8	5,1	5,7	5,2
10,00	6,8	7,9	8,25	7,67
25,00	6,5	8,6	9,3	8,13

Bei Betrachtung von Tabelle IV ergibt sich nun folgendes:

1. Die zur Auslösung des Antagonismus nötigen Atropinmengen steigen nicht proportional den vorher gegebenen Pilocarpinmengen. Das ergibt sich ohne weiteres aus der Betrachtung der senkrechten Stäbe von Tabelle IV. Die Pilocarpindosen nehmen in den Versuchen von 0,05 mg bis 25 mg zu, d. h. um das 500fache, die Atropindosen ändern sich dagegen um sehr wenig, im Mittel von 2,71 auf 8,13 mg.

2. Die Atropinmengen steigen nicht proportional der Pilocarpinkonzentration. Das erkennt man aus den wagerechten Reihen der Tabelle IV. Jede Pilocarpindosis ist in Gefässen von 15, 75 und 150 ccm angewendet worden. Die Konzentrationen verhalten sich also wie 1:5:10. Die zum Antagonismus nötigen Atropinmengen sind aber in den drei Gefässen fast die gleichen. Ja, mit sinkender Pilocarpinkonzentration steigen die Atropinmengen sogar etwas an. In der grossen Tabelle III sind zahlreiche Versuche enthalten (zum Beispiel Vers. 352 und 357), in denen in den drei Versuchsgefässen bei gleicher Pilocarpindosis trotz wechselnder Pilocarpinkonzentration gleiche Atropinmengen zum Antagonismus erforderlich waren.

In Tabelle V (nach den Zahlen von Tabelle III und IV berechnet) sieht man, dass bei gleichen Pilocarpinkonzentrationen die Atropinmengen wechseln, wie der Vergleich von Stab 3 mit Stab 4 zeigt.

Tabelle V.

1.	2.	3.	4.	5.
Pilocarpindosis mg	Inhalt der Gefässe ccm	Pilocarpinkonzentration	Atropinmenge in Vielfachen von 0,000625 mg	Atropinkonzentration
0,05	15	1:300 000	2,29	1:10 500 000
0,25	75	1:300 000	3,08	1:39 000 000
5,00	15	1: 3 000	4,8	1: 5 000 000
25,00	75	1: 3 000	8,6	1:14 000 000
1,00	15	1: 15 000	2,375	1:10 100 000
5,00	75	1: 15 000	5,1	1:23 500 000
10,00	150	1: 15 000	8,25	1:29 100 000

3. Die Atropinkonzentrationen steigen nicht proportional den Pilocarpinkonzentrationen. Das ist aus Tabelle VI zu sehen, wo die Konzentrationen für Pilocarpin und Atropin für sämtliche Werte der Tabelle IV ausgerechnet sind.

Vergleicht man die senkrechten Stäbe (Konz.$_{Pil.}$ und Konz.$_{Atrop.}$) für eine bestimmte Gefässgrösse miteinander, so sieht man, dass die

Tabelle VI.

Pilocarpindosis mg	Gefässe von 15 ccm		Gefässe von 75 ccm		Gefässe von 150 ccm	
	$Konz._{Pil.}$	$Konz._{Atrop.}$	$Konz._{Pil.}$	$Konz._{Atrop.}$	$Konz._{Pil.}$	$Konz._{Atrop.}$
0,05	1:300000	1:10500000	1:1500000	1:44000000	1:3000000	1:76000000
0,25	1: 60000	1:10200000	1: 300000	1:39000000	1: 600000	1:68500000
1,00	1: 15000	1:10000000	1: 75000	1:35500000	1: 150000	1:66000000
5,00	1: 3000	1: 5000000	1: 15000	1:23500000	1: 30000	1:42000000
10,00	1: 1500	1: 3500000	1: 7000	1:15000000	1: 15000	1:29000000
25,00	1: 600	1: 3700000	1: 3000	1:14000000	1: 6000	1:26000000

Pilocarpinkonzentrationen stark ansteigen (um das 500fache), die Atropinkonzentrationen nur wenig zunehmen (etwa auf das 3fache).

Aus Tabelle V (Stab 3 und 5) erhellt, dass bei gleichen Pilocarpinkonzentrationen durchaus nicht gleiche Atropinkonzentrationen gefunden werden. Ferner lehrt Tabelle VII, dass sogar bei abnehmenden Pilocarpinkonzentrationen steigende Atropinkonzentrationen gefunden werden können.

Tabelle VII.

Pilocarpindosis mg	Gefässgrösse ccm	Pilocarpinkonzentration	Atropinkonzentration
25,00	150	1: 6000	1:26000000
5,00	75	1: 15000	1:23500000
0,25	15	1: 60000	1:10200000
10,00	150	1: 15000	1:29000000
0,05	15	1:300000	1:10500000
10,00	75	1: 7500	1:15000000
0,05	15	1:300000	1:10500000

4. Die Atropinkonzentrationen steigen nicht proportional den Pilocarpinmengen. Das ist aus Tabelle VI zu sehen. Während in den senkrechten Stäben die Pilocarpinmengen um das 500fache steigen, nehmen die Atropinkonzentrationen nur um etwa das 3fache zu. Ja, auch hier sind Fälle vorhanden, wo mit steigender Pilocarpinmenge die Atropinkonzentration absinkt. Das lehrt Tabelle VIII.

5. Aus den unter Nr. 1—4 abgeleiteten Sätzen ergibt sich, dass überhaupt keine Proportionalität irgendwelcher Art zwischen dem erregenden Pilocarpin und dem die Erregung antagonistisch aufhebenden Atropin besteht.

Tabelle VIII.

Pilocarpindosis mg	Gefässgrösse ccm	Atropin-konzentration
0,05	15	1 : 10 500 000
25,00	150	1 : 26 000 000
0,25	15	1 : 10 200 000
10,00	150	1 : 29 000 000
1,00	15	1 : 10 000 000
5,00	150	1 : 42 000 000

Es muss nun entschieden werden, ob eine vollständige Unabhängigkeit zwischen Pilocarpin und Atropin besteht, oder ob die Atropingabe doch in irgendeiner Weise von der vorherigen Pilocarpingabe beherrscht wird. Eine vollständige Unabhängigkeit wäre vorhanden, wenn in allen Fällen beim Antagonismus nach den verschiedensten Pilocarpindosen entweder die absolute Menge oder die Konzentration des Atropins konstant gefunden würde.

6. Ist die Konzentration des Atropins, die zur Auslösung des Antagonismus führt, in allen Fällen konstant? Ein Blick auf Tabelle VI lehrt, dass das nicht der Fall ist. Vielmehr schwanken die Atropinkonzentrationen von 1:3,7 bis 1:76 Millionen.

7. Ist die absolute Menge des Atropins, die zur Auslösung des Antagonismus führt, in allen Fällen konstant? Dies wäre nach dem oben angeführten vorläufigen Befund von Magnus möglich gewesen, und bei meinen ersten, weniger genauen Versuchsreihen glaubte ich auch, eine derartige Gesetzmässigkeit zu finden. Je genauer aber meine Versuche wurden, um so mehr stellte es sich heraus, dass die Atropindosen nicht konstant sind, sondern mit den Pilocarpindosen sehr langsam ansteigen. Die senkrechten Stäbe von Tabelle IV zeigen dieses Verhalten deutlich. Es fand sich als konstanter Befund bei allen meinen späteren Versuchsreihen [1]).

8. Es ergibt sich also schliesslich als Resultat der Versuche, dass mit stark steigenden Pilocarpindosen die Atropindosen auch ansteigen, aber nur sehr wenig. Tabelle IV

1) Dasselbe ergibt sich aus einer Versuchsreihe, in welcher die grösste Pilocarpinmenge und -konzentration im kleinsten Gefäss, und umgekehrt die kleinste Pilocarpinmenge und -konzentration im grössten Gefäss vorhanden war, wie nachstehende Tabelle zeigt.

Gefässgrösse ccm	Pilocarpinmenge mg	Pilocarpin-konzentration	Atropinmenge im Vielfachen von 0,000625 mg
15	5	1: 3000	6,36
75	1	1: 75000	4,45
150	0,5	1:300000	4,09

zeigt, dass, wenn (senkrechte Stäbe) die Pilocarpindosis von 0,05 auf 25 mg, also um das 500fache, wächst, die Atropinmengen dabei etwa um das 3fache (von 2,29 auf 6,5 mg in 15 ccm, von 2,71 auf 8,6 mg in 75 ccm und von 3,14 auf 9,3 mg in 150 ccm, im Mittel von 2,71 auf 8,13) zunehmen.

In einer anderen, hier nicht näher geschilderten Versuchsreihe, die in meiner Dissertation (Tab. XV S. 80) mitgeteilt ist und die allein in Gefässen von 75 ccm vorgenommen wurde, fanden sich folgende Mittelwerte:

Tabelle IX.

Pilocarpindosis mg	Atropindosis in Vielfachen von 0.000 625 mg
0,05	2,42
0,25	3,17
1,00	4,42
5,00	7,17
25,00	12,13

Hier steigen also die Atropinwerte um etwa das 5fache an. Der Verlauf dieser Zunahme ist nach den Zahlen in Tabelle IX auf Fig. 1 dargestellt.

In den Versuchen von Tabelle III und IV war die kleinste verwendete Pilocarpindose 0,05 mg, welche stets noch eine sehr deutliche Erregung bewirkte, deren antagonistische Aufhebung zweifelsfrei beobachtet werden konnte. Ich habe

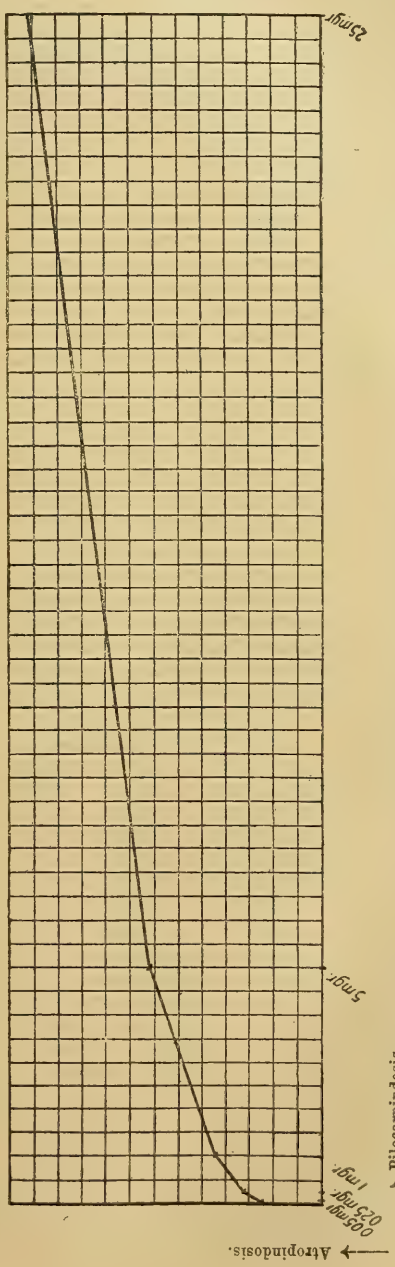


Fig. 1. Langsame Zunahme der antagonistischen Atropindosis bei starkem Steigen der erregenden Pilocarpindosis.

noch besondere Versuche darüber angestellt, welche Atropinmengen nach Schwellendosen von Pilocarpin zum Antagonismus erforderlich sind. Die kleinste noch erregende Pilocarpinmenge war 0,00125 mg in 15 ccm Flüssigkeit. Im Mittel von drei Versuchen betrug die hierbei antagonistisch wirkende Atropindose $2{,}3 \times 0{,}000625$ mg. Sie ist also nicht kleiner, als die nach Tabelle IV gegen 0,05 mg Pilocarpin in 15 ccm Flüssigkeit wirksame Menge.

Aus Tabelle III ergibt sich, dass in seltenen Ausnahmefällen schon 0,000625 mg Atropin zum Auslösen des Antagonismus genügt. Häufig ist $2 \times 0{,}000625 = \mathbf{0{,}00125}$ mg erforderlich. Nun wurde oben S. 533 gezeigt, dass die kleinste Atropindose, welche am unvergifteten, nicht durch Pilocarpin erregten Kaninchendünndarm in Tyrode-Lösung Verkleinerung der Pendelbewegungen bewirkt, 0,001 mg beträgt (0,0005 mg hat ausnahmsweise geringe Wirkung). Beide Werte sind nahezu identisch. Es ergibt sich also, dass die Atropindose, welche gegen Pilocarpin antagonistisch wirkt, und die, welche am normalen Darm die Anfangshemmung hervorruft, übereinstimmen. Diese Tatsache wird für die Erklärung der Anfangshemmung der Darmbewegungen durch Atropin in einer späteren Arbeit Bedeutung gewinnen.

Bei Betrachtung von Tabelle IV erscheint die Tatsache merkwürdig, dass in allen Fällen im Gefäss von 150 ccm, wo also die geringste Pilocarpinkonzentration war, etwas mehr Atropin gebraucht wurde als im Gefäss von 15 ccm (die Werte für das Gefäss von 75 ccm stehen in der Mitte). Die Erklärung ist aber einfach. Im grössten Gefäss dauert es — bei der von mir angewandten Technik — immer etwas länger, bis die zuerst zugefügte Atropinmenge sich ganz mit der Flüssigkeit der Versuchsgefässe gemischt hat. Infolgedessen st in diesem Gefäss die Möglichkeit, dass nach 20 Sekunden noch ein zweites Mal $^1/_4$ ccm Atropinlösung zugefügt werden muss, grösser als in den kleineren Gefässen[1]).

Es wurde oben S. 532—535 gezeigt, dass die erregende Wirkung des Pilocarpins auf den Darm abhängt von der in der Versuchsflüssigkeit vorhandenen Pilocarpinkonzentration, während die hemmende Wirkung kleinster Atropindosen auf den Darm nicht von der Konzentration, sondern von der absoluten Giftmenge abhängt. Aus diesem Grunde hätte man von vornherein erwarten sollen, dass beim Antagonismus das langsame Ansteigen der Atropinmengen nicht entsprechend den stark steigenden Pilocarpinmengen, sondern entsprechend den Pilocarpinkonzentrationen erfolgen

1) In der Versuchsreihe S. 540 Anm. 1 ist dieser Fehler vermieden.

müsse. Tatsächlich scheint aber letzteres nicht der Fall zu sein. In Tabelle X sind die Versuchsergebnisse aus Tabelle IV bzw. VI nach steigenden Pilocarpinkonzentrationen geordnet und die zugehörigen Atropinmengen beigefügt. Man sieht, dass die letzteren keineswegs mit der Pilocarpinkonzentration ansteigen, sondern dass ein ganz regelloses Verhalten herrscht. Selbst wenn man berücksichtigt, dass, wie oben auseinandergesetzt wurde, in den grossen Versuchsgefässen meist etwas höhere Atropinwerte gefunden werden als in den kleinen, stellt sich keine volle Gesetzmässigkeit heraus. Und dasselbe ergab sich auch in anderen Versuchsreihen.

Tabelle X.

Pilocarpin-konzentration	Atropin-menge in Vielfachen von 0,000625 mg	Gefäss-grösse ccm
1 : 3 000 000	3,4	150
1 : 1 500 000	2,71	75
1 : 600 000	3,5	150
1 : 300 000	2,29	15
1 : 300 000	3,08	75
1 : 150 000	3,625	150
1 : 75 000	3,375	75
1 : 60 000	**2,25**	15
1 : 30 000	5,7	150
1 : 15 000	2,375	15
1 : 15 000	5,1	75
1 : 15 000	8,25	150
1 : 7 500	7,9	75
1 : 6 000	**9,3**	150
1 : 3 000	4,8	15
1 : 3 000	8,6	75
1 : 1 500	6,8	15
1 : 600	6,5	15

So wurde zum Beispiel in einer grösseren Vergleichsuntersuchung zur Erregung stets 1 mg Pilocarpin. hydrochlor. verwendet. Die Pilocarpinmengen waren also stets gleich, die Konzentrationen in den Versuchsgefässen von 15, 75 und 150 ccm nahmen aber wie 10 : 5 : 1 ab. Trotzdem stiegen die antagonistischen Atropindosen entsprechend der Gefässgrösse wie 2,125 : 2,75 : 3,75. Von einem Einfluss der Pilocarpinkonzentration war nichts zu spüren.

Es bleibt also bei dem oben aufgestellten Satze, dass mit stark steigenden Pilocarpinmengen die antagonistischen Atropindosen nur sehr wenig zunehmen.

Das von mir erhaltene Ergebnis stimmt also mit dem tatsächlichen Befunde von Magnus überein, welcher die Atropindosen in seinen Versuchen in grossen Sprüngen (um das 10fache) steigen

liess und dabei fand, dass bei Zunahme der Pilocarpindosis um das 50fache $^1/_{10}$ mg Atropin antagonistisch wirkte, während $^1/_{100}$ mg nur unvollständige Wirkung ausübte. In meinen Versuchen, wo ich erstens die Pilocarpindosis sehr viel stärker ansteigen liess, andererseits die Atropindosen sehr viel feiner abstufte, ergab sich, dass die antagonistischen Atropindosen nicht konstant sind, sondern langsam ansteigen.

Der hier untersuchte Fall gehorcht also weder den Regeln, welche Langley für den Antagonismus Nikotin-Curare am quergestreiften Muskel, noch denen, welche Cushny für den Antagonismus Pilocarpin-Atropin an der Speicheldrüse des Hundes aufgestellt hat. In den Versuchen von Cushny handelt es sich um dasselbe Giftpaar wie in meinen Experimenten. Der Widerspruch in den Ergebnissen kann entweder darauf beruhen, dass es sich um verschiedene Organe — Darm, Speicheldrüsen — handelt, an welchen vielleicht der Antagonismus anderen Regeln folgt, oder darauf, dass Cushny am ganzen Tier arbeitete, die Gifte subkutan einspritzte und daher wegen der unbekannten Resorptionsgeschwindigkeit und der unbekannten Giftverteilung im Körper sehr viel verwickeltere Verhältnisse schuf, als sie in Versuchen am isolierten Organ in konstanten Mengen Versuchflüssigkeit vorhanden sind.

Nachdem die quantitativen Verhältnisse beim Antagonismus Pilocarpin-Atropin festgestellt waren und sich dadurch eine feste Basis für eine spätere Theorie dieses Antagonismus ergeben hatte, habe ich noch den Einfluss verschiedener Faktoren, wie Zeit, Temperatur, Reaktion der Aussenflüssigkeit, auf den Eintritt des Antagonismus untersucht, um auch hierdurch Material für eine solche Theorie beizuschaffen.

d) Einfluss des zeitlichen Abstandes zwischen dem Zusatz der Pilocarpin- und Atropindosen.

Die zu diesen Versuchen verwendeten Pilocarpindosen betrugen 1 und 5 mg. Nach Eintritt der Pilocarpinerregung wurde 0—60 Minuten gewartet und dann die zum Antagonismus nötige Atropindosis bestimmt [1]). Das Ergebnis ist in Tabelle XI und XII verdeutlicht.

1) In dieser Versuchsreihe durfte der Sauerstoffstrom nur schwach genommen werden, da sonst aus den Gefässen von 15 ccm Inhalt zu viel Flüssigkeit im Laufe der Zeit verdunstete.

Tabelle XI.

Pilocarpin-dosis mg	Zeit zwischen dem Zusatz beider Gifte Minuten	Mittlere Atropindosen in Vielfachen von 0,000 625 mg			
		Gefässe von 15 ccm	Gefässe von 75 ccm	Gefässe von 150 ccm	Im Mittel
1	0	3,5	3,0	3,5	3,25
1	1	—	3,0	—	3,0
1	5	1,67	3,3	3,5	2,75
1	10	2,5	2,0	3,0	2,5
1	15	1,0	2,0	3,0	2,0

Die Zahl der Einzelversuche, welche der Tabelle XI zugrunde liegen, ist nicht sehr gross, so dass auf die absoluten Zahlen kein zu grosses Gewicht gelegt werden darf. Immerhin zeigt aber die Tabelle, dass, wenn zuerst Pilocarpin, danach Atropin gegeben wird, der Antagonismus (innerhalb der ersten Viertelstunde) um so leichter eintritt, je mehr Zeit zwischen dem Zusatz der beiden Gifte verstreicht. Der Einfluss ist aber kein sehr grosser, so dass er, wenn man Versuche über Antagonismus in der von mir geübten Weise (Zusatz von 1/4 ccm Atropinlösung alle 20 Sekunden vom Eintritt der maximalen Pilocarpinerregung an) vornimmt, als Versuchsfehler keine störende Rolle spielt; um so mehr, wenn man diesen Einfluss der Zeit kennt und berücksichtigt.

Tabelle XII beruht auf einer sehr grossen Anzahl von Einzelversuchen, so dass die Resultate auf Zuverlässigkeit Anspruch machen können.

Tabelle XII.

Pilocarpin-dosis mg	Zeit zwischen dem Zusatz beider Gifte Minuten	Mittlere Atropindosen in Vielfachen von 0,000 625 mg			
		Gefässe von 15 ccm	Gefässe von 75 ccm	Gefässe von 150 ccm	Im Mittel
1	0	5,3	7,7	7,56	6,83
1	20	3,11	3,7	5,22	4,0
1	40	2,67	4,3	4,6	3,9
1	60	2,6	4,0	4,2	3,6

Auch hier sieht man, dass um so kleinere Atropindosen erforderlich sind, je längere Zeit (innerhalb 1 Stunde) seit dem Zusatz der erregenden Pilocarpinmenge verstrichen ist. Nach 1 Stunde genügt fast die Hälfte der Atropindosis, welche sofort nach dem Pilocarpinzusatz nötig war.

Wird erst Atropin und danach Pilocarpin zugefügt, so tritt nach den Erfahrungen von Magnus am Katzendarm noch eine Pilocarpinerregung ein (doppelseitiger Antagonismus). Wie Kress[1]) zeigte, wird dagegen am Kaninchendarm in Ringer-Lösung durch einigermaassen grössere Atropindosen (12,5—50 mg) das Zustandekommen der späteren Pilocarpinerregung verhindert. In meinen Versuchen am Kaninchendarm in Tyrode-Lösung fand sich, dass nach vorherigen Atropingaben unter 0,5 mg (dem 100 fachen einer sicher gegen Pilocarpin antagonistisch wirksamen Dosis) sich noch häufig eine Pilocarpinerregung auslösen lässt, während nach Atropingaben über 1,5 mg dieses nur in Ausnahmefällen eintrat. Auch nach den kleinen vorherigen Atropindosen braucht man zur Erregung deutlicher Tonuszunahmen sehr viel grössere Pilocarpindosen als am unvergifteten Darm. Das wirksame ist auch hier die Pilocarpinkonzentration. Der zeitliche Abstand zwischen der Zufügung von Atropin und Pilocarpin hat nur wenig Einfluss auf den Eintritt der Pilocarpinerregung. Jedenfalls nimmt bei längerer Dauer der Atropinvergiftung die Möglichkeit, einen Darm durch Pilocarpin zu erregen, nicht ab, sondern vielleicht sogar etwas zu. Der Grad der Erregung durch eine bestimmte Pilocarpindosis nimmt jedenfalls mit der Dauer der Atropinwirkung fast stets etwas zu. Für die experimentelle Begründung dieser Sätze sei auf meine Dissertation verwiesen.

Magnus[2]) hatte am Katzendarm in Ringer-Lösung in einigen Versuchen gefunden, dass nach vorheriger Atropinisierung die Möglichkeit, nachher durch Pilocarpin eine Erregung zu bekommen, mit der Zeit abnimmt, und hatte dieses vermutungsweise auf eine allmählich eintretende Verfestigung des Atropins am Darme bezogen[3]). Hedin[4]) und Jahnsohn Blohm[5]) fanden bei der Aufnahme von Fermenten

1) K. Kress, Wirkungsweise einiger Gifte auf den isolierten Dünndarm von Kaninchen und Hunden. Pflüger's Arch. Bd. 109 S. 608. 1905.

2) R. Magnus, Untersuchungen am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. Mitt. 5. Pflüger's Arch. Bd. 108 S. 1. 1905.

3) R. Magnus, Die Bewegungen des Verdauungskanals. Ergebn. d. Physiol. Bd. 7 S. 28. 1908.

4) S. G. Hedin, Antitryptic effect of charcoal. Biochemical. Journ. vol. 1 p. 484. 1906. — S. G. Hedin, Über Reaktionen zwischen Enzymen und anderen Substanzen. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 82 S. 175. 1912.

5) G. Jahnsohn Blohm, Die Einwirkung einiger kolloiden Substanzen auf die Hemmung der Enzymwirkungen. Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 82 S. 178. 1912.

durch Tierkohle eine derartige mit der Zeit zunehmende Verfestigung. Auch Cushny[1]) sah bei Hunden, dass nach längerer Dauer der Atropinwirkung grössere Pilocarpindosen nötig waren, um Speichelabsonderung hervorzurufen. Meine Versuche am Kaninchendarm in Tyrode-Lösung haben ein derartiges Verhalten nicht ergeben. Die Pilocarpinerregbarkeit nahm nach längerer Dauer der Atropinwirkung nicht ab, soudern eher etwas zu.

Wenn bei einem vorher atropinisierten Darm eine Pilocarpinerregung hervorgerufen war, so konnte diese durch eine weitere Steigerung der Atropindosis wieder antagonistisch aufgehoben werden. Dazu war, in Übereinstimmung mit den Befunden früherer Untersucher, stets eine grössere Atropindosis nötig, als wenn die Wirkung der gleichen Pilocarpindosis ohne vorherigen Atropinzusatz hätte aufgehoben werden müssen.

e) Einfluss der Temperatur auf den Antagonismus.

Der Antagonismus wurde bei Temperaturen von 22°, 27°, 32° und 38° untersucht. Entsprechend den Beobachtungen von Magnus[2]) nimmt mit sinkender Temperatur die Frequenz der Pendelbewegungen ab. Bei 22° waren die Därme in der Normalperiode fast stets bewegungslos, oder sie führten ganz kleine Bewegungen aus; bei 27° blieb ein Teil der Därme ruhig, die anderen zeigten kleine und unregelmässige Bewegungen, bei 32° waren die Pendelbewegungen ebenso gross wie bei 38°.

Die nach dem Pilocarpinzusatz auftretende Erregung äusserte sich bei den Temperaturen von 22—38° nach Art und Ausmaass in gleicher Weise. Nur trat bei niedriger Temperatur (22° und 27°) die Pilocarpinerregung verspätet auf; die Darmkontraktion begann nicht sofort nach Zufügen der Gifte, sondern erst nach einigen Sekunden.

Der Einfluss der Temperatur auf die zum Antagonismus nötige Atropinmenge ist aus Tabelle XIII ersichtlich.

Es zeigt sich, dass der Einfluss der Temperatur, wenn ein solcher überhaupt vorhanden ist, jedenfalls sehr gering ist. Vor allem sieht man, dass keinesfalls die Atropindosen

1) A. R. Cushny, Quantitative observations on antagonism. Journ. of pharmacol. and exper. therap. vol. 6 p. 439. 1915.

2) R. Magnus, Untersuchungen am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. Mitt. 1. Pflüger's Arch. Bd. 102 S. 123. 1904.

entsprechend der van't Hoff'schen Regel ansteigen. Ziemlich konstant werden bei 38° die niedrigsten Atropinwerte gefunden. Letzteres lässt sich erklären durch die Annahme, dass ebenso wie die Pilocarpinwirkung auch die Atropinwirkung bei niederer Temperatur verspätet eintritt. Das würde bei unserer Versuchsanordnung zur Folge haben, dass mehr Atropin zugesetzt wird, ehe die Pilocarpinerregung aufgehoben ist.

Tabelle XIII.

Pilocarpindosis mg	Temperatur ° C.	Mittlere Atropindosis in Vielfachen von 0.000 625 mg			
		Gefässe von 15 ccm	Gefässe von 75 ccm	Gefässe von 150 ccm	Im Mittel
1	22	6,14	7,43	8,14	7,24
1	27	6,25	9,17	8.8	7,84
1	32	6,25	8,25	10,14	8,13
1	38	5,78	7,78	7,0	6,85

f) Einfluss der Alkalinität (H-Ionen-Konzentration) und der chemischen Zusammensetzung der Aussenflüssigkeit auf den Antagonismus.

Eine spätere Theorie des Antagonismus wird vor allem die Frage zu erörtern haben, ob es sich dabei um eine Gleichgewichtsreaktion irgendwelcher Art handelt. Es erhebt sich dann die Frage, ob es gelingt, das (zunächst hypothetische) Gleichgewicht durch irgendwelche Maassnahmen zu verschieben. Dass das durch Temperaturänderungen nicht gelingt, wurde im vorigen Abschnitt gezeigt. Daher wurde versucht, ob man durch Änderung der H-Ionen-Konzentration nicht eine derartige Wirkung erreichen könne.

O. Gross[1]) zeigte, dass man durch Zusatz von NaOH und $NaHCO_3$ die Giftigkeit von Salzen der Lokalanästhetika (Kokain, Novokain u. dgl.) beträchtlich steigern kann und bezog das darauf, dass dabei durch hydrolytische Dissoziation mehr von der wirksamen Base in Freiheit gesetzt wird. J. Traube[2]), Berczeller und Czaki[3]) fanden, dass Zusatz von Soda und von Laugen die Oberflächenspannung von Alkaloidsalzlösungen vermindert und ihre Giftigkeit steigert.

1) O. Gross, Über Narkotika und Lokalanästhetika. Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 63 S. 80. 1910 u. Bd. 67 S. 126. 1912.

2) J. Traube, Über die Wirkung von Basen und basischen Salzen auf Alkaloidsalzen. Biochem. Zeitschr. Bd. 42 S. 470. 1912.

3) L. Berczeller und L. Czaki, Wirkungen von Laugen auf die Oberflächenspannung der Alkaloidsalzlösungen. Biochem. Zeitschr. Bd. 53 S. 238. 1913.

Ich stellte daher vergleichende Versuche an in fünf verschiedenen Aussenflüssigkeiten. Die H-Ionen-Konzentration desselben bestimmte freundlicherweise Herr Dr. W. E. Ringer im hiesigen physiologischen Institut auf elektrischem Wege.

Die Zusammensetzung der Flüssigkeiten war folgende:

1. **0,85%** NaCl. $C_H = \mathbf{0{,}8 \cdot 10^{-7}}$. In dieser Flüssigkeit führten Kaninchendärme spontan entweder keine oder nur sehr geringe Bewegungen aus. Pilocarpin bewirkte plötzliche, starke Tonuszunahme, die etwas geringer war als in Ringer- oder Tyrode-Lösung.

2. Ringer-Lösung (NaCl 9, KCl 0,42, $CaCl_2$ 0,24, $NaHCO_3$ 0,3, H_2O 1000) $C_H = \mathbf{9{,}19 \cdot 10^{-9}}$. Hierin waren die Darmbewegungen ziemlich regelmässig, aber meist etwas kleiner als in Tyrode-Lösung[1]). Pilocarpin wirkte prompt erregend.

3. Tyrode-Lösung (NaCl 8, KCl 0,2, $CaCl_2$ 0,2, $MgCl_2$ 0,1, NaH_2PO_4 0,05, $NaHCO_3$ 1, Glukose 1, H_2O 1000) $C_H = \mathbf{7{,}54 \cdot 10^{-9}}$[2]). Beste Aussenflüssigkeit für Kaninchendärme. Prompte Pilocarpinwirkung.

4. Modifizierte Tyrode-Lösung A ($NaHCO_3$ ist durch die gleiche Menge Na_2CO_3 ersetzt; von dem bei der Darstellung entstehenden Niederschlag wird abfiltriert), $C_H = \mathbf{8{,}97 \cdot 10^{-11}}$. In dieser Lösung gerieten die Därme in starken Tonus und führten nur kleine und unregelmässige Bewegungen aus. Pilocarpin bewirkte eine langsame, treppenförmig ansteigende Kontraktion, die vorüberging, worauf die Därme vergrösserte Bewegungen bei niedrigem Tonus ausführten. Atropin wirkte deutlich antagonistisch.

5. Modifizierte Tyrode-Lösung B (die vorige Lösung A ohne

---

1) Nach der Entnahme der Därme aus dem Körper der Tiere wurden sie, wie erwähnt, in Tyrode-Lösung von 28—29° C. aufbewahrt und blieben so stundenlang in gutem Zustand. Wurden sie aber statt dessen in Ringer-Lösung bewahrt, so hatten sie meist in weniger als 1 Stunde ihre Bewegungsfähigkeit eingebüsst. Nach dem Zurückbringen in Tyrode-Lösung stellten sich, falls sie nicht zu lange in Ringer-Lösung gelegen hatten, nach einiger Zeit die Bewegungen wieder ein. Die Ausschläge waren dann aber immer geringer als bei Därmen, die von Anfang an in Tyrode-Lösung aufbewahrt waren.

2) Neukirch und Rona (Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Darmes. III. Pflüger's Arch. Bd. 148 S. 273. 1902) fanden auf kolorimetrischem Wege für diese Lösung $C_H = 0{,}2 \cdot 10^{-7}$, also einen beträchtlich niedrigeren Wert. Dementsprechend geben sie als Optimum für die Darmbewegungen eine niedrigere Zahl an, als wir gefunden haben.

$MgCl_2$, NaH_2PO_4 und Glukose, vom entstehenden Niederschlag abfiltriert) $C_H = 3{,}34 \cdot 10^{-11}$. Die Tonussteigerung ist lange nicht so ausgesprochen wie in Lösung A; die Bewegungen sind, solange die Lösung frisch ist, klein und unregelmässig. Pilocarpin wirkt prompt erregend. — Nach einiger Zeit fällt aus dieser Lösung aller Kalk aus. Dann hören alle Spontanbewegungen auf, und Pilocarpin wirkt nicht mehr erregend.

In allen Versuchen wurde 5 mg Pilocarpin gegeben. Die zum Antagonismus nötigen Atropinmengen sind aus Tabelle XIV ersichtlich.

Tabelle XIV.

Aussenflüssigkeit	C_H	Zahl der Einzelversuche	Atropinmengen in Vielfachen von 0,000 625 mg[1])
0,85% NaCl	$0{,}8 \cdot 10^{-7}$	10	16—48
Ringer	$9{,}19 \cdot 10^{-9}$	18	12—40
Tyrode	$7{,}54 \cdot 10^{-9}$	26	12—44
Modifizierte Tyrode A .	$8{,}97 \cdot 10^{-11}$	15	12—28
Modifizierte Tyrode B .	$3{,}34 \cdot 10^{-11}$	8	16—28

Wie man sieht, ergibt sich kein wesentlicher Unterschied der Atropinmengen in den verschiedenen Versuchsflüssigkeiten, und vor allem ist ein gesetzmässiges Steigen derselben, entsprechend der H-Ionen-Konzentration, nicht vorhanden. Dasselbe ergab sich auch beim Vergleiche der (in meiner Dissertation zusammengestellten) Einzelversuche. Eine Gleichgewichtsverschiebung beim Antagonismus scheint also durch wechselnden H-Ionengehalt der Lösung nicht einzutreten.

g) Antagonismus von Atropin gegen Physostigmin und Muskarin (Grübler).

Wie in der Einleitung erwähnt, habe ich im Anfang meiner Untersuchungen, ehe die Methodik in der geschilderten Weise ausgebildet war, den Atropinantagonismus gegenüber Pilocarpin, Physostigmin und Muskarin (Grübler)[2]) an Därmen von Kaninchen,

1) Die angeführten Atropinwerte liegen durchweg höher als in den übrigen in dieser Arbeit verwerteten Versuchen. Das kommt daher, dass in dieser Versuchsreihe eine viermal konzentriertere Lösung verwendet wurde, welche im Kubikzentimeter 0,01 mg Atropin enthielt (vgl. oben S. 529).

2) Aus Cholin dargestelltes „Muskarin“ ist nach Dale der Salpetrigsäure-Ester des Cholins.

Katzen und Meerschweinchen untersucht. Wenngleich die erhaltenen Resultate noch nicht auf dieselbe Zuverlässigkeit Anspruch erheben können wie die im vorstehenden geschilderten Ergebnisse, so stellte sich doch dabei heraus, dass der Antagonismus des Atropins gegen Physostigmin und Muskarin im wesentlichen denselben Gesetzen gehorcht wie der gegen Pilocarpin; das heisst, dass bei stark steigenden Dosen von Physostigmin und Muskarin die zum Antagonismus nötigen Atropindosen jedenfalls nur sehr wenig zunehmen.

Zusammenfassung.

1. Die Methodik für Antagonismusversuche am isolierten Darm wird geschildert, und die Fehlerquellen, welche dabei vermieden werden müssen, angegeben.

2. Die erregende Wirkung des Pilocarpins auf den isolierten Darm hängt von der Konzentration des Pilocarpins in der Aussenflüssigkeit ab.

3. Die hemmende Wirkung kleinster Atropindosen ist dagegen von der absoluten Giftmenge abhängig.

4. Es besteht keine Proportionalität zwischen Menge oder Konzentration des erregenden Pilocarpins und der Menge oder Konzentration des die Erregung aufhebenden Atropins.

5. Ebensowenig ist zur Aufhebung der Erregung nach steigenden Pilocarpinmengen oder -konzentrationen stets eine konstante Atropinmenge oder -konzentration erforderlich.

6. Vielmehr steigen mit stark zunehmenden Pilocarpindosen die Atropinmengen sehr langsam an.

7. Je grösser der zeitliche Abstand zwischen dem Zusatz des Pilocarpins und dem späteren Zusatz des Atropins ist, desto kleinere Atropindosen genügen zur Auslösung des Antagonismus.

8. Ein Einfluss wechselnder Temperaturen und verschiedener H-Ionen-Konzentration der Aussenflüssigkeit auf die zum Antagonismus erforderlichen Atropindosen liess sich nicht nachweisen.

9. Der Antagonismus des Atropins gegen Physostigmin und Muskarin gehorcht im wesentlichen denselben Gesetzen wie der gegen Pilocarpin.

Zusatz bei der Korrektur.

Von

R. Magnus.

Bei der Fortsetzung der Versuche im hiesigen Institut hat es sich herausgestellt, dass durch den Gebrauch von Versuchsgefässen von nur 15 ccm Inhalt ein weiterer Versuchsfehler eingeführt wird, zum Teil sicher dadurch, dass bei etwaigem Schäumen der Flüssigkeit zugesetzte Gifte sich nicht quantitativ mischen. Es wurden daher neue Experimente von Storm van Leeuwen und Le Heux mit Verwendung grösserer Gefässe vorgenommen, welche die Resultate obiger Untersuchung im wesentlichen bestätigten und ebenfalls zu dem Ergebnis führten, dass bei stark steigender Pilocarpinmenge und -konzentration nur sehr wenig mehr Atropin zum Antagonismus nötig ist.

Es scheint aber die antagonistische Atropinwirkung nicht so sehr von der absoluten Menge als von der Konzentration des Atropins abzuhängen. Die ausführliche Mitteilung wird folgen.

(Aus dem medizinisch-poliklinischen Institute der Universität Berlin und dem elektromedizinischen Laboratorium der Siemens & Halske A.-G. Wernerwerk, Siemensstadt.)

Saiten- und Spulengalvanometer zur Aufzeichnung der Herzströme.

Von

P. Schrumpf und **H. Zöllich.**

(Mit 24 Textfiguren.)

Bei der weitaus überwiegenden Zahl von Messgeräten werden Kraftäusserungen der zu messenden Grösse, des Druckes, der elektrischen Spannung, des elektrischen Stromes, zur Verschiebung von beweglichen Teilen entgegen einer diese zurückhaltenden, meist durch Federn gelieferten Kraft nutzbar gemacht. Es herrscht ganz allgemein das Bestreben, hierbei alle bewegten Teile, die Kraftträger oder das Triebwerk, den Zeiger, das Schreibzeug, so leicht zu bauen, wie es überhaupt möglich ist, ohne dass Verbiegungen auftreten. Plumpe, massige Teile lassen sich viel schwerer in Bewegung setzen als feine, leichtgebaute und erfordern Kräfte, die meist nicht zur Verfügung stehen. Doch ist es nicht dies, also die Erhöhung der Empfindlichkeit, allein, das zur sparsamen Verwendung von trägen Massen zwingt; die Forderung wird dringender, wenn rasch veränderliche Vorgänge mit den Messgeräten verfolgt werden sollen. Da müssen die Messsysteme, um keine schnell vorübergehenden Schwankungen der zu messenden Grösse auszulassen, sich recht geschwind bewegen und um so geschwinder, je rascher die Schwankungen ablaufen. Die gleichen Massen aber auf grössere Geschwindigkeit zu bringen, erfordert stärkere Kräfte, die besonders dann nicht aufgebracht werden können, wenn es sich um die Messung besonders geringfügiger Grössen handelt. Daher werden Marey'sche Kapseln, Lautschreiber, Herztonschreiber mit recht dünnen und leichten Membranen von kleinem Durchmesser versehen, die nur mit ausserordentlich geringen Massen in Gestalt von Zeigern oder Spiegeln belastet sind. Daher

werden auch elektrische Messgeräte mit Drehteilen versehen, die nicht weit ausladen und keine an längeren Hebelarmen sitzenden Schwungmassen aufweisen. Nach diesen Grundsätzen entworfene Messgeräte, die rasch ablaufenden Schwankungen nachkommen oder noch besser sie recht getreu aufzeichnen können, vermögen natürlich auch, sich selbst überlassen, ohne Einwirkung äusserer Kräfte nur durch die Kraft ihrer Federn mit ihren Arbeitsteilen rasche Bewegungen auszuführen, vorausgesetzt, dass keine besondere Bremsung stattfindet. Diese Bewegungen bestehen in Schwingungen um die Ruhelage, da die bewegten Teile infolge ihrer Massenträgheit immer wieder über sie hinausschiessen und dann wieder durch die rückstellenden Federn zurückgetrieben werden. Die für Messgeräte zur Anzeige oder Aufzeichnung rasch wechselnder Vorgänge hinsichtlich der Rückstellkraft der Messfedern und hinsichtlich der bewegten Massen zu erfüllenden Bedingungen lassen sich demgemäss auch dadurch ausdrücken, dass man eine kurze Eigenschwingungsdauer oder eine hohe Eigenschwingungszahl in der Zeiteinheit verlangt. Doch dies allein genügt nicht. Es ist bekannt, dass Messgeräte, deren bewegliche Teile sich hemmungslos bewegen können, scheinbar Schwankungen der zu messenden Grösse anzeigen oder schreiben, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Dies tritt insbesondere bei stossweisen Änderungen der zu messenden Grösse auf, weil die bewegten Teile infolge ihrer Massenträgheit über die neue geänderte Lage, die sie einnehmen sollten, hinausschleudern, die Messfedern aufziehen, soweit Kraft dazu vorhanden ist, dann zurückschnellen und weiterhin fortwährend um ihre richtige Stellung hin- und herpendeln, d. h. eben Eigenschwingungen ausführen. Um diese Eigenbewegungen abzufangen, muss man richtig abgestimmte Bewegungshindernisse einführen, die gerade so kräftig wirken, dass die der Kurve des zu verfolgenden Vorganges überlagerten und dessen Verlauf fälschenden Schwingungen oder Zacken nahezu im Entstehen erlöschen. Noch stärkere Bremsung der bewegten Teile, als zu ihrer Beruhigung nötig, ist unzweckmässig, da man dann die durch den zu messenden Vorgang selbst hervorgerufene Bewegung der arbeitenden Teile des Messgerätes mit abdämpfen würde. Diese würden nur kriechend einer in Wirklichkeit weit rascher vor sich gehenden Änderung der Messgrösse nachfolgen oder gar sie nicht mehr anzeigen, falls inzwischen bereits neue Schwankungen in anderem Sinne auftraten.

Sollen nicht die Angaben des Messgerätes, seine Eichung, mit

beeinflusst werden, dürfen die Bremskräfte lediglich durch die Bewegung selbst ausgelöst werden, sie müssen mit ihr verschwinden und mit der Geschwindigkeit wachsen. Mit den Kräften, die den Ausschlag des Messgeräts selbst hervorrufen und begrenzen, arbeiten sie zwar zusammen, um die wirklich stattfindende Bewegung hervorzurufen, aber sie beeinflussen sich nicht gegenseitig. Beide treiben die Teile, ohne sich umeinander zu kümmern. Man kann sie daher gedanklich auseinanderhalten und von einer Eigenschwingungszahl des Messgerätes sprechen, auch wenn dies tatsächlich keine Schwingungen vollführt. Man hat dann die Schwingungen im Auge, die entstehen würden, wenn man sämtliche Bewegungshindernisse forträumte. Dabei ist es gleichgültig, ob man diesen Versuch wirklich oder, wie es meist der Fall ist, nur in Gedanken ausführen kann. In diesem Sinne sind auch im folgnden die Begriffe „Eigenschwingungsdauer“ oder „Eigenschwingungszahl in der Sekunde“ (kurz: Eigenfrequenz) aufzufassen.

Zwei Bedingungen sind es also, denen Messgeräte zur Aufzeichnung schnell veränderlicher Grössen genügen müssen: ausreichend hohe Eigenschwingungszahl des Messsystems, die sich nach der Raschheit der zu schreibenden Veränderungen richtet, und eine passende Dämpfung. Die erste Bedingung ist besonders schwer zu erfüllen, wenn gleichzeitig eine hohe Empfindlichkeit für die zu messende physikalische Grösse verlangt wird; dann wirken nur schwache Richtkräfte (treibende, rückstellende Kraft), und es bleibt lediglich übrig, die trägen Massen auf das äusserste zu beschränken. Es ist daher erst in der neuesten Zeit gelungen, die geringen Spannungen oder schwachen Ströme aufzuzeichnen, die erregte tierische Gewebe und insbesondere das schlagende Herz liefern. Es war ein ausgeprägtes Spannungsmessgerät, das Lippmann'sche Kapillarelektrometer, mit dem 1887 von Waller zum ersten Male beim Menschen die bei jedem Herzschlage auftretenden elektrischen Schwankungen aufgezeichnet wurden. Die von Schwefelsäure überlagerte Quecksilberkuppe in der Kapillare dieses Elektrometers hebt und senkt sich entsprechend den Schwankungen der angelegten Spannung, folgt ihnen jedoch wegen der übergrossen Reibung in dem engen Röhrchen nur sehr träge und kriechend. Der mit ihr auf vorbeigezogener lichtempfindlicher Schicht aufgezeichnete Schattenriss mit ausgezacktem Rande ist nicht einmal angenähert ein Bild der Spannungsschwankungen, sondern dies ist vielmehr erst

durch eine umständliche Konstruktion abzuleiten. Andere, genügend empfindliche Messgeräte, die nur auf Spannungen ansprechen, gibt es nicht. Man misst daher statt der gesuchten Spannungen die durch sie in einem geschlossenen Leiterkreis von bekanntem Leitungswiderstand hervorgerufenen elektrischen Ströme. Spannung, Stromstärke und Widerstand hängen nach dem Ohm'schen Gesetz in eindeutiger Weise miteinander zusammen, und man kann daher ein Messgerät, das in Wirklichkeit nur Stromstärken misst, auch in Spannungen eichen. Das geschieht bei den jetzt verwendeten Messgeräten zur Aufzeichnung der Herzströme, dem Saiten-, Schlingen- und Spulengalvanometer.

Das erste Saitengalvanometer entstand durch die aus wirtschaftlichen Rücksichten entsprungene Aufgabe, über die teuren Unterseekabel sehr rasch getastete Ferndrucke empfangen zu können. Die Grundform der hierzu zunächst verwendeten Empfänger war die einer im Magnetfeld drehbaren starren Stromspule gewesen. Eine weitergehende Verringerung der trägen Massen schien ohne Schaden für die Steifigkeit der Messsysteme nicht möglich. Daher verwandte der französische Telegrapheningenieur Ader 1897 in seinem Kabelempfänger einen im Magnetfeld ausgespannten biegsamen Leiter, wie ihn bereits der auf einem Gedanken von Cumming beruhende Goldblattelegraph enthielt. Er baute sich einen kräftigen, aus einzelnen Lamellen zusammengesetzten Hufeisenmagnet mit keilförmig zugespitzten Polschuhen. Diese näherten sich mit ihren schmalen Stirnflächen einander bis auf $^1/_2$ mm. In dem gebildeten engen Spalt lief längs der Polschuhschneiden ein etwa 1 m langer und nur 0,02 mm dicker Kupferdraht. Dieser konnte, wie eine Geigensaite mit dem Wirbel, durch eine Federwage verschieden stark gespannt werden. Wird nun durch diese Saite ein Stromstoss gesandt, so baucht sie sich je nach der Stromrichtung nach der einen oder anderen Seite parallel zu den schmalen Stirnflächen der Polschuhe aus. Der hin- und herzuckende Draht war etwa in der Mitte durch Holzmarkkörperchen verstärkt und wurde durch eine Bohrung in dem einen Polschuh hindurch stark beleuchtet. Sein Schatten fiel durch eine Bohrung im zweiten Polschuh auf einen hinter einem engen Spalt vorbeigezogenen Film.

Die Stromempfindlichkeit dieses ersten Saitengalvanometers war schon sehr erheblich, reichte indessen für elektrobiologische Arbeiten bei weitem nicht aus. Einthoven erhöhte sie daher im Jahre 1903

sehr wesentlich durch Einführung einer mikroskopischen Vergrösserung der Saitenbewegung, durch Verwendung des allerdünnsten technisch herstellbaren Leiters, des Blattaluminiums oder des silberüberzogenen Quarzfadens, und durch Verwendung der allerstärksten Magnetfelder, wie sie nur ein Elektromagnet liefern kann. Das neue Saitengalvanometer ist in Fig. 1 schematisch dargestellt. Die Polschuhe des durch zwei Wicklungen erregten Elektromagneten nähern sich mit ihren keilförmig zugeschärften Enden einander so weit, dass sie einen langen und schmalen Luftspalt zwischen sich lassen. In diesem ist die Saite *s* ausgespannt, zu deren einem Ende der Strom zugeführt und aus deren anderem Ende er weggeführt wird. Je nach der Strom-

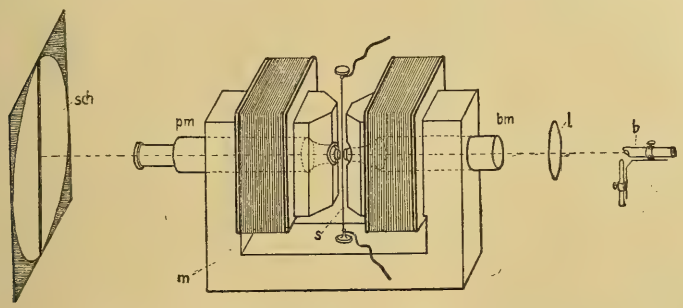


Fig. 1. Saitengalvanometer nach Einthoven.

s = Saite, *m* = Elektromagnet; *b* = Bogenlampe, *l* = Sammellinse, *bm* = Beleuchtungsmikroskop, *pm* = Projektionsmikroskop, *sch* = Schirm.

stärke wird die federnd nachgebende Saite mehr oder weniger aus ihrer Ruhelage herausgedrängt, und zwar quer zu den Kraftlinien, die den Luftspalt zwischen den Polschuhen auf kürzestem Wege überbrücken. Die Saitenmitte wird von der Bogenlampe *b* mittels des mit einer Sammellinse *l* zusammenwirkenden Beleuchtungsmikroskopes *bm* stark beleuchtet und durch das Projektionsmikroskop *pm* auf dem Schirm *sch* abgebildet. Auf diesem erscheint dann als Querschnitt des aus dem Projektionsokular von *pm* austretenden Lichtkegels eine hell beleuchtete Kreisfläche, die von einem Schattenstreif durchschnitten ist. Da die Ausbauchung der Saite nicht in Richtung der Polschuhe erfolgt, sondern seitlich, müssen Beleuchtungs- und Projektionsmikroskop in Bohrungen der Polschuhe sitzen. Damit ist aber an der wichtigsten Stelle das Magnetfeld geschwächt.

Im Schlingengalvanometer (Bock-Thoma) werden statt einer Saite deren zwei dicht nebeneinander ausgespannt, und es dient die eine Saite zur Hinleitung, die andere zur Rückleitung des Stromes.

Beide Saiten bauchen sich aus wie die Saite des Einthoven'schen Saitengalvanometers, aber wegen der entgegengesetzten Stromrichtung beide nach verschiedenen Seiten. Ein zwischen ihnen eingeklemmtes Spiegelchen wird daher verdreht und wirft ein auf es gerichtetes Lichtbündel mehr oder weniger seitlich weg.

Die Urform des Spulengalvanometers wurde zum erstenmal verwirklicht in dem im Jahre 1867 von William Thomson (Lord Kelvin) gebauten Heberschreiber (Siphon Recorder). Dessen wesentlichster Teil ist eine zwischen zwei Seidenfäden regelbarer Spannung aufgehängte leichte Drehspule in Form eines starren, rechteckigen Rahmens, die im Felde eines starken Magneten schwingt. Es ist das dieselbe Anordnung, die im Jahre 1881 von dem Physiologen d'Arsonval in Verbindung mit dem Techniker Deprez neu erfunden wurde und weiterhin in den meisten Strommessern für Gleichstrom und in Spiegelgalvanometern Verwendung fand. So wenig aussichtsreich es schien, aus mehreren elektrisch voneinander isolierten Windungen bestehende starre Gebilde in der äussersten Feinheit mit sicheren Stromzuführungen herzustellen, gelang dies doch Siemens & Halske 1911 durch besondere, aus langwierigen Versuchen entwickelte Herstellungsverfahren. Ihr neues Messgerät, der Elektrokardiograph, ist in Fig. 2 schematisch dargestellt. Die äusserst leichte und schmale, aus mehreren Windungen bestehende Drehspule s[1]) ist zusammen mit den beiderseitigen straff gespannten Aufhängefäden aus einem Stück eines nur wenige Tausendstel Millimeter starken Drahtes hergestellt. Ihr ist ein winziges Spiegelchen aufgekittet. Die zugeschärften Polschuhe des Elektromagneten m lassen gerade so viel Raum zwischen sich, dass in ihm die Spule sich um ihre Aufhängefäden drehen kann. Die langen Seiten, Leiterbündel, in deren einem der Strom aufwärts und in deren anderem er abwärts fliesst, werden wie die Saite des Einthoven'schen Galvanometers seitlich

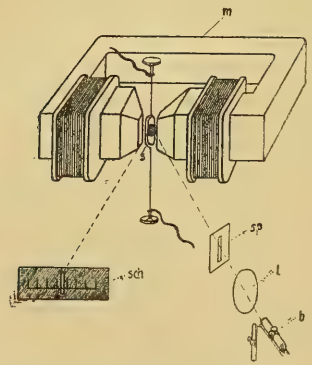


Fig. 2. Spulengalvanometer von Siemens & Halske.
s = Spule, m = Elektromagnet, b = Bogenlampe, l = Sammellinse, sp = Spalt, sch = Schirm.

1) Der Übersichtlichkeit halber ist in der Figur nur eine Windung angedeutet.

herausgedrängt, aber nach entgegengesetzten Seiten, und drehen dadurch das Spiegelchen.

Die rücktreibende Federkraft wird nicht, wie bei dem Saiten- und Schlingengalvanometer, durch das Ausbauchen des herausgedrängten Leiters selbst geliefert, sondern durch Verdrehen der Aufhängedrähtchen mittels des starren Rähmchens. Diese Drähtchen dienen also lediglich zur Stromzuführung und als Richtfedern. Sie brauchen nicht, wie die Saite des Saitengalvanometers, durch ein Magnetfeld geführt zu werden, und die Polschneiden werden verhältnismässig kurz.

Mittels der Sammellinse *l* wird ein Bild des hellen Kraters der Bogenlampe auf das Spiegelchen der Spule geworfen. Dieses wirft dann je nach seiner Stellung ein Lichtbündelchen mehr oder weniger schräg zurück. Das Bündel durchsetzt eine kleine, unmittelbar vor dem Spiegelchen angeordnete (nicht dargestellte) Sammellinse. Diese bildet einen in den Weg des festen Lichtbündels gesetzten Spalt *sp* auf dem Schirm *sch* ab. Auf diesem ist dann ein schmaler Lichtstreifen sichtbar, dessen Breite von der einstellbaren Spaltweite abhängt.

Schaltet man die beschriebenen Galvanometer in geschlossene Stromkreise ein, in denen schwacher Strom rasch wechselnder Stärke fliesst, so zuckt auf den Schirmen *sch* der Schattenstreifen oder die Lichtlinie hin und her. Diese Bewegungen werden bei beiden Messgeräten in gleicher Weise auf eine lichtempfindliche Schicht, auf abrollendes Bromsilberpapier, aufgezeichnet. In den Weg des Licht- oder Schattenzeigers wird eine Zylinderlinse so gestellt, dass die Bilder der Saite oder des Spaltes senkrecht zu ihrer Achse liegen. Die Linse zieht dann bei dem Spulengalvanometer den Lichtstreifen in einen gleich breiten Lichtfleck zusammen und bei dem Saitengalvanometer den von der Linse ausgeschnittenen Teil des Lichtkreises in eine feine Lichtlinie mit breiter Lücke. Auf dem entwickelten Papier erscheint dementsprechend die Kurve der Stromschwankungen bei dem Spulengalvanometer als schwarzer Linienzug auf weissem Grunde, bei dem Saitengalvanometer als helle Linie auf grauem Grunde. Wie Kraus-Nicolai in ihrem Lehrbuch S. 81 ff. nachgewiesen haben, werden bei bestimmter Steilheit der geschriebenen Stromschwankungen, nämlich wenn die Stromkurve in der Diagonale des durch die Zylinderlinse auf die Schicht entworfenen schmalen Schattenrechtecks verläuft, die Linien fast unsichtbar. Der Schattenfleck hinterlässt erst dann eine entwickelbare Spur auf der Schicht, wenn deren Fortbewegungsgeschwindigkeit geändert wird. Das gleiche

erreicht man aber auch durch Verbreitern oder Verschmälern des Schattenflecks beim Saitengalvanometer, des Lichtflecks beim Spulengalvanometer; doch ist dies bei dem Saitengalvanometer praktisch schwer durchführbar, da es nur durch Änderung der mikroskopischen Vergrösserung erfolgen kann, gleichzeitig würde auch die Stromempfindlichkeit geändert; bei dem Spulengalvanometer hingegen kann durch passende Einstellung der Spaltbreite jeder steile Anstieg oder Abfall deutlich geschrieben werden.

Sind ausser den Galvanometerkurven auf dem gleichen Papierstreifen andere zu zeichnen, z. B. Pulskurven, Herztonkurven usw., so müssen zusammen mit Saitengalvanometern Membrankapseln mit Massezeigern verwendet werden, deren Spitzen, in den Lichtkreis gestellt, ihren Schatten auf das Papier werfen. Mit Spulengalvanometern können weniger träge folgende Membranen ohne jede Belastung durch Zeiger mit ganz kleinen aufgekitteten Spiegelchen zusammenarbeiten.

Zur Beurteilung der Leistungsfähigkeit der beiden hauptsächlich zum Aufzeichnen der Herzströme dienenden Galvanometer, des Saiten- und des Spulengalvanometers, sind drei Eigenschaften wesentlich: ihre Empfindlichkeit für elektrische Ströme oder Spannungen überhaupt, eine dieser gleiche Empfindlichkeit für rasch wechselnde Schwankungen bestimmter Ablaufgeschwindigkeit oder, physikalisch ausgedrückt, genügend hohe Eigenschwingungszahl (Eigenfrequenz) des Messgerätes, und schliesslich ihre Dämpfung, die für die Treue der Wiedergabe der Schwankungen mitbestimmend ist.

Die Empfindlichkeit des Saitengalvanometers wird beeinflusst einmal durch die Stärke des Magnetfeldes, dann durch die Masse der Saite selbst, durch die angewandte Vergrösserung der Saitenbewegungen und vor allem durch die mechanische Spannung der Saite, also von der Richtkraft, welche die Saitenmitte in die gestreckte Ruhelage zurückzwingt. Je stärker die Saite angespannt wird, um so grössere Kräfte gehören dazu, die Saitenmitte herauszudrängen, d. h. um so stärkere Ströme sind zur Erzielung einer bestimmten Ablenkung erforderlich. Und umgekehrt, je schlaffer die Saite gespannt ist, desto schwächere Ströme genügen hierzu.

Die Empfindlichkeit des Spulengalvanometers hängt ebenfalls ab von der Stärke des Magnetfeldes, von den Abmessungen der zur Aufhängung dienenden Saiten, von der angewandten Vergrösserung

der Spulenbewegungen und auch, aber nur in geringem Maasse, von der Spannung der Aufhängedrähtchen. Es kommt noch hinzu die Abhängigkeit von der Windungszahl der Spule, durch die die ablenkende Kraft des hindurchfliessenden Stromes vervielfältigt wird.

Unter Voraussetzung gleicher Feldstärke und gleicher Richtkraft für die um einen bestimmten Betrag ausgebauchte Saitenmitte und die um den gleichen Betrag herausgedrehten Leiterbündel der Spule ist demgemäss das Spulengalvanometer weit empfindlicher als das Saitengalvanometer, denn diese Ablenkung wird bei dem Spulengalvanometer durch einen viel kleineren Strom hervorgerufen: Jeder Leiter des eine Spulenseite bildenden Bündels wird von demselben Strom der gleichen Richtung durchflossen, bei Ersatz aller dieser Leiter durch einen einzigen Leiter müsste zur Erzielung der gleichen Wirkung etwa der Gesamtstrom durch diesen gesandt werden, der in einer Spulenseite gewissermaassen sich in mehrere Kanäle zerteilt. Die Empfindlichkeit des Spulengalvanometers wird aber auch dadurch weiter erhöht, dass viel stärkere Vergrösserungen des Herausdrehens der Spule aus der Ruhelage angewendet werden können, als es überhaupt mit Mikroskopen möglich ist. Die beim Saitengalvanometer übliche Vergrösserung ist eine etwa sechshundertfache. Man kann sie auf das Tausendfache steigern. Genau dieselbe Ablenkung einer Spulenseite wird aber durch das Übersetzungsverhältnis des optischen Hebels, bestehend aus sehr kurzem Hebelarm infolge des schmalen Baues der Spule und etwa 1 m langem Hebelarm des Lichtzeigers, und durch die Verdoppelung der Drehung des Lichtzeigers gegenüber der Spulendrehung auf mindestens das Viertausendfache, meist noch viel mehr, vergrössert.

Wenn nun auch das Spulengalvanometer an Strom- oder Spannungsempfindlichkeit das Saitengalvanometer bei weitem überragt, könnte man doch meinen, dafür sei es zweifelhaft, ob das mit grösseren Massen begabte Spulengalvanometer in der Raschheit des Nachfolgens bei plötzlichen Änderungen der Strom- und Spannungswerte und überhaupt in der Treue der Wiedergabe von Stromschwankungen mit dem Saitengalvanometer wetteifern könne. Man könnte entgegenhalten, die träge Masse, die sich bei einem Saitengalvanometer in Bewegung zu setzen hat, sei viel kleiner als die bei dem Spulengalvanometer in Schwung zu setzende. Und deshalb müsste ein Saitengalvanometer auf jeden Fall rascher folgen können. Dieser

Gedankengang, dem man hier und da auch in der Literatur begegnet, ist unzutreffend, so bestechend er auf den ersten Blick erscheinen mag. Man kann nur gleichartige Messsysteme in dieser Weise einander gegenüberstellen. Die Saite führt Quer- oder Biegungsschwingungen aus, die Aufhängefäden der Drehspule hingegen Drehschwingungen. Für ein und dieselbe Saite haben aber Biegungsschwingungen eine weit geringere Schwingungszahl bzw. eine grössere Schwingungsdauer als die Drehschwingungen. Man kann also unbedenklich die Drehschwingungen ausführende Saite noch mit Massen belasten, ohne dass ihre Eigenschwingungszahl niedriger wird als die einer Biegungs- oder Querschwingungen ausführenden Saite. Wie aus den unten beschriebenen Versuchen folgt, führt die Drehspule in der Zeiteinheit ebensoviel Eigenschwingungen aus, sie hat, kurz gesagt, dieselbe „Eigenfrequenz" wie die Saite von der Spannung, die zur Aufzeichnung von Herzströmen notwendig und üblich ist.

Im übrigen ist die Eigenfrequenz für ein und dieselbe Saite oder Spule regelbar: Zwar sind die in Bewegung zu setzenden trägen Massen unveränderlich, aber eine Richtkraft, die Saitenmitte oder Spule in ihre Ruhelage zurücktreibt, kann geändert werden. Und zwar bei der Saite wesentlich durch die Spannung, wie ja die straff gespannte Saite eines Streichinstrumentes einen viel höheren Ton gibt als die lockere. Nur gering ist die Änderung der Richtkraft durch Spannen der Aufhängedrähte bei dem Spulengalvanometer. Etwas grösser ist bei diesem schon der Einfluss der Feldstärke wegen des paramagnetischen Verhaltens des Spulenmaterials, indem zu der mechanischen Richtkraft der verdrehten Aufhängedrähte eine magnetische Richtkraft verstärkend hinzutritt. Doch auch diese Wirkung ist nicht von Bedeutung. Das Anspannen der Aufhängedrähte dient bei dem Spulengalvanometer also mehr zur Sicherung einer ordnungsmässigen Drehbewegung der Spule, damit sie nicht schaukelt, bei dem Saitengalvanometer aber zur Änderung der Empfindlichkeit und gleichzeitig der Eigenfrequenz.

Sehr verschieden ist das Verhalten von Spulen- und Saitengalvanometer hinsichtlich der Dämpfung ihrer bewegten Teile.

Das Saitengalvanometer hat fast nur reine Luftdämpfung, über die man keine Gewalt hat: Wird die Saite lose gespannt, so bewegt sie sich nicht nur wegen Verminderung der sie in die gestreckte Ruhelage zurückschnellenden Kraft langsamer,

sondern sie findet auch noch an der ihre Bewegung hemmenden Luft einen Widerstand, den sie kaum überwinden kann, so dass sie nur sehr langsam auf ihre augenblickliche Sollstellung zukriecht. Spannt man die Saite stärker, so überwindet sie den Widerstand der Luft, der bei jeder Saitenspannung nahezu der gleiche bleibt, viel leichter. Sie wird weniger gedämpft. Bei noch stärkerer Saitenspannung kann sogar der Luftwiderstand die durch die Trägheit der Saite bei schnellen Ausschlagsänderungen entstehenden Eigenbewegungen nicht mehr unterdrücken. Die Dämpfung ist zu schwach. Spannt oder entspannt man daher die Saite, damit sie schneller schwingt und dementsprechend rascheren Vorgängen folgt oder damit sie auf schwächere Ströme anspricht, so muss man eine ganz bestimmte, meist ungenügende oder übermässige Dämpfung hinnehmen.

Die Dämpfung des Spulengalvanometers ist nur zum Teil Luftdämpfung, vorwiegend dagegen elektromagnetischer Natur. Und zwar rührt das daher:

Zwischen den Enden einer im Magnetfeld schwingenden Spule, die auf irgendeine Weise in Bewegung versetzt wird, entsteht eine Potentialdifferenz; die Spule ist gewissermaassen der Anker einer winzigen Dynamomaschine. Verbindet man die Spulenenden durch einen Schliessungskreis, so wird in ihm also Strom fliessen; dieser ist dem entgegengesetzt gerichtet, der die Spulenbewegung hervorrufen würde. Dieser Vorgang tritt auch dann noch auf, wenn die Spulenbewegung durch einen hineingesandten Strom hervorgerufen wird. Dann entsteht also in der sich bewegenden Spule nur durch die Bewegung und mit ihrer Geschwindigkeit wachsend, ein Gegenstrom, der lediglich bremsend wirkt. Dieser Gegenstrom wächst mit dem Magnetfeld[1]). So kommt es denn, dass man bei dem Elektrokardiographen von Siemens & Halske die Dämpfung des Messsystems durch Veränderung des Magnetfeldes in weitgehender Weise regeln kann, und dies fast unabhängig von der die Spule in ihre Ruhelage zurücktreibenden Richtkraft.

Kurz zusammengefasst sind die wesentlichsten Eigentümlichkeiten der verglichenen Messgeräte:

1) In sich geschlossene Leiterkreise, die sich im Magnetfeld bewegen, bilden auch der dünne Metallbelag des Spiegelchens, oder besondere, z. B. das Spiegelchen umrahmende „Kurzschlussringe“ aus dünnstem Draht, die zur Erhöhung der Dämpfung aufgekittet werden können.

Dem Saitengalvanometer kann man durch Änderung der mechanischen Anspannung seines Fadens verschiedene Eigenfrequenz und Empfindlichkeit verleihen, muss dabei aber eine ganz bestimmte Dämpfung, meist eine unerwünschte, in Kauf nehmen. Es ist daher zur Aufnahme von Herzströmen nur mit einer ganz bestimmten Saitenspannung brauchbar, und zwar mit der, bei welcher die Dämpfung durch die widerstehende Luft gerade so gross ist, dass die Saite keine Eigenbewegungen ausführt, aber den Stromschwankungen genügend rasch folgt. Die elektrische Empfindlichkeit ist für eine solche Anspannung verhältnismässig gering. Die praktisch meist überflüssige Regelbarkeit der Eigenfrequenz besitzt das Spulengalvanometer nicht; dagegen kann man seine Dämpfung mühelos durch Stromregelung auf jeden gewünschten Betrag einstellen. Ferner ist die elektrische Empfindlichkeit sehr hoch.

Durchschnittswerte.

Art des Messgerätes	Widerstand Ohm	Empfindlichkeit: 1 Millivolt gibt einen Ausschlag von	Empfindlichkeit: 1 mm =	Eigenfrequenz bei gerade schwingungsloser Einstellung
1. Saitengalvanometer mit silberüberzogenem Quarzfaden . .	10 000	10 mm	0,1 Millivolt	40—50
2. Saitengalvanometer mit Platinsaite . .	2 000	25 „	0,04 „	40—50
3. Spulengalvanometer	1 500	100 „	0,01 „	40—50

Welche Eigenfrequenzen und welche Dämpfungen sind zur Aufzeichnung der Herzströme zweckmässig einzustellen? Hierüber hat der eine von uns sehr eingehende mathematische Untersuchungen angestellt; sie hier darzulegen, ist nicht möglich. Denn die Verhältnisse sind für eine zusammenfassende Übersicht zu verwickelt. Doch seien die grundlegenden Überlegungen und einige Ergebnisse hier kurz angedeutet. Wie schon eingangs hervorgehoben, gibt es kein Messgerät, das rasch wechselnden Vorgängen augenblicklich folgen kann. Es sind immer Massen in Bewegung zu setzen, um den Zeiger in die neue Stellung zu bringen, zum Beispiel die Saite beim

Saitengalvanometer zur Verschiebung des Schattenzeigers, die Drehspule beim Spulengalvanometer zur Verschiebung des Lichtzeigers. Die hierzu erforderliche Beschleunigung muss durch irgendeine Kraft hervorgerufen werden. Diese kann aber nur die Richtkraft selbst sein, nämlich überschüssige Kraft der Richtfeder des Messgerätes oder überwiegende ablenkende Kraft der zu messenden Grösse, des elektrischen Stromes. Der Zeiger muss also dauernd nacheilen, damit ständig eine ihn treibende Kraft vorhanden ist. Sind grosse träge Massen in Bewegung zu setzen, so sind grosse Kräfte erforderlich, und um diese zu schaffen, muss der Zeiger entsprechend mehr nacheilen, so dass ein grösserer Unterschied zwischen wirklicher Einstellung und Solleinstellung entsteht. Das gleiche gilt, wenn starke bremsende Kräfte vorhanden sind, die der Bewegung entgegenwirken. Sie zu überwinden, muss eine stärkere Richtkraft in die Schranken treten, und demnach muss auch hier eine grosse Spannung zwischen wirklicher Einstellung und Solleinstellung bestehen. Bremskräfte wirken schädlicher als Massenträgheit, denn das Messsystem hat dann noch nebenher anderweitige, für den Vorgang der Aufzeichnung des Stromes wertlose Arbeit zu leisten.

Verlaufen die aufzuzeichnenden Schwankungen verhältnismässig langsam und glatt, so braucht man das Messsystem nur schwach zu dämpfen. Es zeichnet nahezu ohne Entstellung die wirklichen Schwankungen, und nur diese. Bei einer ganz bestimmten Dämpfung kann sogar die Wiedergabe streng richtig sein, nämlich, wenn sie eine derartige ist, dass das Messsystem, zwangsweise aus seiner Ruhelage herausgedrängt und dann plötzlich sich selbst überlassen, um etwa 4,3 % von der vorhergehenden Ablenkung über die Ruhelage hinausschnellt. In diesem Falle macht der Zeiger sämtliche Schwankungen der Messgrösse, wenn sie nicht allzu rasch vorübergehen, getreu mit und eilt den wirklichen Vorgängen dauernd um eine ganz bestimmte „Verzögerungszeit“ nach. Es muss nur die Bedingung erfüllt sein, dass die Schwankungen so langsam verlaufen, dass sie innerhalb eines jeden Zeitraumes, der gleich der Verzögerungszeit ist, durch ein Parabelstück dargestellt werden können. Die Verzögerungszeit selbst ist aber für jedes Messgerät eine charakteristische Grösse; denn sie hängt,

wie aus den oben angestellten Betrachtungen folgt, von den in Bewegung zu setzenden Massen des Systems ab und auch von der Stärke der Richtfedern, kurz gesagt, von der Eigenfrequenz des Gerätes. Der Zusammenhang ergibt sich aus dem folgenden Täfelchen, aus dem für einige Eigenfrequenzen die entsprechende Verzögerungszeit zu entnehmen ist[1]).

Eigenfrequenz (Vollschwingungen in der Sekunde)	Verzögerungszeit Sek.
20	0,011
30	0,007
40	0,005
50	0,004
75	0,003
100	0,002

Um zu beurteilen, welche Eigenfrequenz das Messgerät zur treuen Wiedergabe gegebener, glatt verlaufender Schwankungen der Messgrösse haben muss, braucht man nur für die Stellen raschester Änderung festzustellen, innerhalb welcher längsten Zeit der Verlauf parabelähnlich ist. Das ist die zu wählende Verzögerungszeit, und aus ihr ergibt sich ohne weiteres die erforderliche Eigenfrequenz.

Für jede noch so rasche Schwankung ergibt sich so die Mindestfrequenz, die das Messgerät zur genauen Aufzeichnung besitzen muss. Aber nicht immer steht ein solches zur Verfügung, besonders wenn es auch noch hochempfindlich sein soll. Man muss sich dann damit abfinden, dass die Schwankungen so rasch verlaufen, dass sie nicht mehr innerhalb einer Zeitspanne gleich der Verzögerungszeit des Messgerätes durch ein glatt verlaufendes Parabelstück (wenigstens angenähert) dargestellt werden können. Wenn dies der Fall ist, zum Beispiel ruckweise Änderungen oder Knicke in dem aufzuzeichnenden Linienzug enthalten sind, dann gelten ganz andere Regeln. Denn solche Schwankungen

1) Das Produkt von Eigenfrequenz und Verzögerungszeit ist = 0,0225.

nähern sich bereits Unstetigkeiten. Mathematisch idealisiert sind unter Unstetigkeiten zu verstehen Änderungen der Messgrösse oder der Richtung der die Messgrösse als Funktion der Zeit darstellenden Kurve in der Zeit Null. Ebenso wirkt aber praktisch eine Wertänderung der zu messenden Grösse innerhalb einer Zeit, die nur einen kleinen Bruchteil der Verzögerungszeit des verwendeten Messgerätes darstellt. Solche Wertänderungen und in derselben Zeit auftretende starke Richtungsänderungen sind für das gebrauchte Messgerät „Unstetigkeiten", wenn auch allerdings nicht mehr für Messgeräte mit sehr kurzer Verzögerungszeit, also höherer Eigenfrequenz.

Würde man die Messgrösse sprungweise in unmessbar kurzer Zeit bzw. gegenüber der Verzögerungszeit sehr kleinen Zeit von einem zunächst unveränderlich eingehaltenen Wert zu einem anderen, dann fortan eingehaltenen ändern, so würde bei der oben festgestellten, zur Wiedergabe „stetiger" Vorgänge günstigsten Dämpfung der Zeiger um 4,3 % des Unterschiedes beider Werte über die neue Gleichgewichtslage hinaus fliegen, also eine Zacke zeichnen, die im tatsächlichen Vorgang nicht vorhanden ist. Dasselbe tritt bei einem Knick in der zu zeichnenden Kurve auf. Am „ähnlichsten" würde das geschriebene Bild des Vorgangs diesem selbst sein, wenn überhaupt keine solche Zacke gezeichnet würde, wenn also die Dämpfung so weit gesteigert wird, dass gerade noch ein blosses Einlenken des Zeigers in seine neue Stellung ohne jedes Hinüberschiessen erfolgt. Grösser darf die Dämpfung nicht sein, damit der Zeiger nicht zu langsam kriecht und eine zu stark abgerundete statt der in Wirklichkeit scharfen Ecke zeichnet. Die ganze Fälschung besteht dann nur darin, dass statt des plötzlichen Abrisses ein mehr oder weniger steiler Anstieg oder Abfall mit schwacher Abrundung am Ende gezeichnet wird. Die Steilheit hängt ähnlich wie die Verzögerungszeit von der Eigenfrequenz ab. Als Faustregel kann man sich merken: Bezeichnet man als Einstellungszeit des Messgerätes die Zeit, die sein Zeiger bei plötzlicher Veränderung der Messgrösse zum Erreichen der neuen Gleichgewichtslage mit 1 % Genauigkeit braucht, so ist das Produkt von Einstellungszeit und Eigenfrequenz ungefähr = 1.

Bei Saitengalvanometern sind die Einstellungszeiten für die sich gerade schwingungslos bewegende Saite, für die Saite im sogenannten aperiodischen Grenzfall, mehrfach gemessen worden. Th. Lewis schreibt in seinem Handbuch „The mechanism of the heart beat", dass bei einer Empfindlichkeit von 1 mm = 10^{-4} Volt

im Patientenkreis die Einstellungszeit 0,02—0,03 Sekunden beträgt. Bei dieser Empfindlichkeit ist die Saite gerade aperiodisch gedämpft. Die gleichen Zahlen geben auch Kraus und Nicolai in ihrem Lehrbuch an. Samojloff hat zahlreiche Saiten untersucht und die gleichen Zahlen, im Mittel 0,025 Sekunden, gefunden. Aus den von Einthoven auf Taf. 7 im Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 99 wiedergegebenen Kurven lässt sich eine Einstellungszeit von 0,03 Sekunden ablesen. Wir selbst haben für eine, in ein Edelmann'sches Saitengalvanometer eingezogene Platinsaite von 87 mm Länge und 1700 Ohm Widerstand (wahrscheinlich 0,003 mm dick) je nach der Grösse des Ausschlages erhalten 0,025—0,029 Sekunden. Eine gleichlange dünnere Saite von 7600 Ohm (wohl 0,0013 mm dick) erwies sich bei gerade aperiodischer Dämpfung als viel zu unempfindlich. Ihre Einstellungszeit war bei einer solchen Saitenspannung, dass sich die Empfindlichkeit 1 cm = 1 Millivolt ergab, etwa 0,025 Sekunden. Ausnahmsweise sind längere Einstellungszeiten bis zu 0,05 Sekunden angegeben und aus den geschriebenen Kurven zu entnehmen. Die von uns untersuchte dünnere Saite erreichte erst nach 0,053 Sekunden ihre neue Lage, wenn sie bis zu einer Empfindlichkeit von 2 cm = 1 Millivolt entspannt wurde. Diese Empfindlichkeit hat man sehr häufig eingestellt. Andererseits finden sich auch kürzere Zeiten angegeben, zum Beispiel 0,016 Sekunden (Angabe der Cambridge-Gesellschaft), noch kürzere Zeiten sind äusserst seltene Ausnahmen, wie zum Beispiel die der Saite, deren Daten Einthoven 1911 der Deutschen Naturforscher-Gesellschaft vorführte, und von der er erklärte, dass ihr keine der im Handel erhältlichen Saiten in der Empfindlichkeit auch nur annähernd gleichkäme. Sie hatte im aperiodischen Grenzfall eine Einstellungszeit von nahezu 0,01 Sekunde.

Die Einstellungszeiten für das Spulengalvanometer von Siemens & Halske liegen um 0,02 Sekunden herum; in Fig. 3 sind Ausschnitte aus drei verschiedenen Aufnahmen mit besonders hohen Papiergeschwindigkeiten (etwa 1250 mm in der Sekunde) dargestellt, und zwar A = Ausschaltevorgang, B und C = Einschaltevorgänge. Die Wellenlinie ist geschrieben mit einer Stimmgabel mit 50 Vollschwingungen in der Sekunde und dient zur Zeitmessung. Messungen, die der eine von uns in derselben Weise an einer grossen Zahl von Spuleneinsätzen zum Elektrokardiograph von Siemens & Halske ausführte, ergaben Werte zwischen 0,016 und 0,027 Sekunden. Am häufigsten

traten die Werte 0,020—0,024 Sekunden auf. Nach der oben angeführten Faustregel sind die entsprechenden „Eigenfrequenzen“ 40—50.

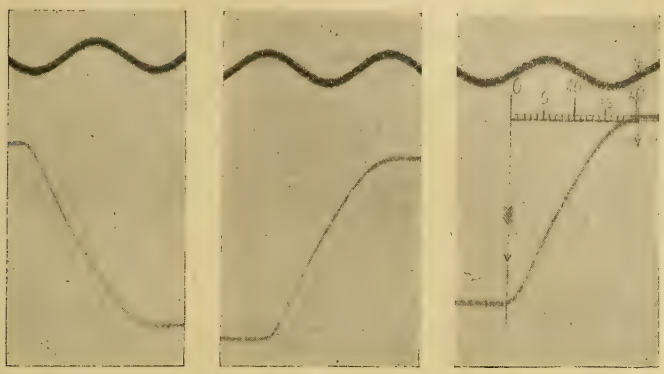


Fig. 3. Aufzeichnung des Spulengalvanometers von Siemens & Halske bei Ausschaltung (*A*) und Einschaltung (*B*, *C*) eines Gleichstromes, darüber als Zeitmaassstab Kurve einer Stimmgabel von 50 Vollschwingungen in der Sekunde.

Sprungweise Änderungen der Messgrösse werden also, wie die Versuche zeigen, mit dem Spulengalvanometer genau so getreu wiedergegeben wie mit dem Saitengalvanometer. Daraus folgt Gleichheit der Eigenfrequenzen. Da ferner die Treue der Wiedergabe von unstetigen Schwankungen jeder Art, auch von Spitzen und Knicken im zeitlichen Verlauf der Messgrösse, bei richtiger Dämpfung des Messgerätes nur von dessen Eigenfrequenz abhängt, gibt das Spulengalvanometer auch solche Unstetigkeiten genau so wieder wie das Saitengalvanometer.

Es bleibt nun nur noch zu untersuchen, wie solche Vorgänge wiedergegeben werden, die nicht so glatt verlaufen, dass sie richtig gezeichnet werden, aber auch nicht so plötzlich sich ändern, dass sie als Unstetigkeiten für das betreffende Messgerät aufzufassen sind. Es ergibt sich, wie man auch schon nach dem Gefühl urteilen kann, dass dann zweckmässig Dämpfungen des Messgerätes einzustellen sind, die stärker sind als die für sanft sich ändernde Vorgänge günstigste und schwächer als der aperiodische Grenzfall.

Das Elektrokardiogramm enthält überwiegend glatt verlaufende Schwankungen, aber auch Spitzen und kleine Zäckchen (P-Zacke,

Vorhofflimmern), die für Saiten- und Spulengalvanometer fast wie Unstetigkeiten wirken. Es ist daher zweckmässig, Dämpfungen einzustellen, die für Sprünge der Messgrösse gerade noch schwingungslose Bewegungen hervorbringen, oder solche, bei denen man ein Zäckchen gerade noch erkennen kann. Keinesfalls dürfen jedoch stärkere Dämpfungen angewendet werden. Das ist aber bei der üblichen Aufnahme von Elektrokardiogrammen mittels des Saitengalvanometers häufig der Fall. Denn man ist geneigt, dessen geringe Empfindlichkeit durch Entspannen der Saite zu erhöhen, und das ist oft genug geschehen, wie zahlreiche veröffentlichte Kurven zeigen.

Wie die Dämpfung des Messgerätes auf das gezeichnete Bild der Herzstromschwankungen wirkt, zeigt Fig. 4. Links sind hier sogenannte Eich- oder Dämpfungskurven wiedergegeben, wobei ein Strom entsprechend einer Spannung von 1 Millivolt wechselweise ein- und ausgeschaltet wurde. Rechts sind die Elektrokardiogramme verzeichnet, wobei zur Eichung in die Leitung vom Menschen zum Messgerät eine Spannung von 1 Millivolt eingeschaltet und da durch die Nullinie entsprechend der eingestellten Empfindlichkeit gehoben wurde. Ähnlich wie in Fig. 3 das Elektrokardiogramm für die übermässige Dämpfung fallen Aufnahmen mittels Saitengalvanometer aus, deren Saite zwecks Erhöhung der Empfindlichkeit lose gespannt wurde. Ja es ist die Verzeichnung noch krasser, da auch die Eigenfrequenz der Saite durch die Entspannung herabgedrückt wird.

Nach unseren Untersuchungen muss aber ein Messgerät zur Aufzeichnung von Herzströmen mindestens eine Frequenz von 40 bis 50 besitzen. Bei den vergleichenden Versuchen, bei denen wir Elektrokardiogramme mittels des Saiten- und des Spulengalvanometers herstellten, haben wir daher besonders darauf geachtet, dass für das Saitengalvanometer diese Bedingung erfüllt war, dass dieses also keine höhere Einstellungszeit als 0,03 Sekunden aufwies. Auf Erhöhen der Empfindlichkeit durch Entspannen der Saite liessen wir uns nicht ein.

Zunächst sandten wir reinen Wechselstrom von 3—60 Perioden durch Saiten- und Spulengalvanometer und fanden bei beiden fast die gleiche Verkleinerung der gezeichneten Schwingungen gegenüber denen, die ein unbegrenzt rasch folgendes Messgerät zeichnen würde.

Ferner verglichen wir die Leistungsfähigkeit beider Messgeräte in der Wiedergabe der Herzströme, und zwar, um jeden Einwand aus-

zuschliessen, auf drei Weisen: a) durch Aufnahme des Elektrokardiogrammes an demselben Menschen rasch hinter-

Fig. 4. Einfluss der Dämpfung des Messgerätes auf das Elektrokardiogramm. Obere Kurven bei ungenügend gedämpftem, mittlere Kurven bei richtig gedämpftem, untere Kurven bei übermässig gedämpftem Messgerät. Links Dämpfungskurve, rechts Elektrokardiogramm. In diesem ist zuletzt zur Eichung die Nullinie durch Zuschalten von 1 Millivolt in den Körperstromkreis gehoben.

einander unter den Bedingungen, unter denen die Messgeräte sonst für sich arbeiten; b) durch gleichzeitige Aufnahme mit nebeneinander an den Menschen

angeschlossenen Messgeräten und c) durch gleichzeitige Aufnahme mit in Reihe hintereinandergeschalteten Messgeräten.

Das erste Verfahren der getrennten Aufnahme lässt Spulengalvanometer und Saitengalvanometer gegenüber der üblichen Anordnung unverändert, d. h. das eine Mal ist der Mensch über den verhältnismässig kleinen Widerstand des Spulengalvanometers, der noch durch den zur Empfindlichkeitsverminderung zu ihm parallel geschalteten Widerstand stark herabgesetzt ist, das andere Mal über den hohen Eigenwiderstand des Saitengalvanometers geschlossen. Fig. 5 zeigt einen kleinen Ausschnitt aus den auf diese Weise erzielten Elektrokardiogrammen. Unterschiede in der Kurvenform sind nicht wahrzunehmen. Zum etwaigen Nachweis feinerer Unterschiede, vielleicht in den kleinen Unregelmässigkeiten des Kurvenzuges, die hier und da auftreten können, ist eine gleichzeitige Aufnahme des Elektrokardiogrammes mit Spulen- und Saitengalvanometer erforderlich. Die Herabsetzung der Empfindlichkeit des Spulengalvanometers auf die des Saitengalvanometers kann hierbei nicht mehr durch einen Nebenschluss erfolgen, da dieser gleichzeitig Nebenschluss zum Saitengalvanometer wäre und dessen Empfindlichkeit erheblich herabsetzen würde. Vielmehr muss die Empfindlichkeitsregelung durch Vorschalten eines hohen Widerstandes vor das Spulengalvanometer allein erfolgen, und es muss daher eine Schaltung nach Fig. 6 verwendet werden. Das Saitengalvanometer *sg* ist unmittelbar an den Menschen *m* angeschlossen,

Fig. 5. Elektrokardiogramme desselben Patienten, rasch hintereinander aufgenommen mittels Spulengalvanometer (oben) und Saitengalvanometer mit 1,3 μ dicker Saite (unten). (Originalgrösse.)

das Spulengalvanometer *spg* dagegen unter Vorschalten des Widerstandes r_1, der so eingestellt wurde, dass das Spulengalvanometer den gleichen Ausschlag gab wie das Saitengalvanometer. Das Spulengalvanometer arbeitet hierbei unter anormalen Verhältnissen. Für eine bestimmte Feldstärke, d. h. einen bestimmten Erregerstrom in der Magnetwicklung, ist die Dämpfung eine viel schwächere als sonst, wenn die Spule über einen kleinen Widerstand geschlossen ist. Um die elektromagnetische Dämpfung auf den früheren hohen Wert zu bringen, muss das Feld verstärkt werden. Ähnliches gilt auch für

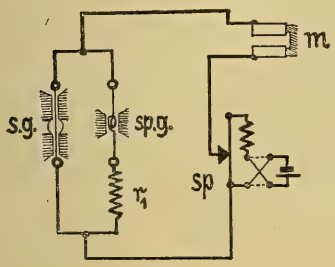


Fig. 6.

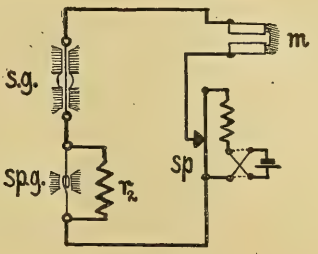


Fig. 7.

Schaltungen für gleichzeitige Aufnahme von Elektrokardiogrammen mittels Spulen- und Saitengalvanometers: Messgeräte im Nebenschluss (Fig. 6) und Messgeräte in Reihe (Fig. 7).

sg = Saitengalvanometer, *spg* = Spulengalvanometer, *m* = Mensch, *sp* = Spannungsteiler, r_1 und r_2 = Widerstand.

die zweite, in Fig. 7 dargestellte Schaltung, doch sind die Arbeitsverhältnisse den normalen ähnlicher, da zu dem Spulengalvanometer *spg* ein Nebenschluss r_2 parallel geschaltet ist.

In die eine Leitung von den Messgeräten zu dem Menschen *m* ist beidemal ein Spannungsteiler *sp* eingeschaltet. Durch Verschieben seines Gleitkontaktes konnte eine in gewissen Grenzen fein abstufbare Spannung zur Kompensierung des vom Menschen ausgehenden Körper- oder Nullstromes entgegengeschaltet werden.

Wohl zu beachten ist, dass bei gleichzeitigem Anschluss von Saiten- und Spulengalvanometer eine gegenseitige Beeinflussung auftreten kann, und zwar, wenn man zwei verschieden träge Messgeräte miteinander verkoppelt. Es zeichnet dann das schnellere nicht nur die vom Menschen ausgehenden Ströme, sondern auch Schwankungen mit, die auf Bewegungen des trägeren Messgerätes zurückzuführen sind [1]).

1) Um einen bestimmten Einzelfall festzulegen, bei dem die Erscheinungen besonders deutlich hervortreten, sei vorausgesetzt: das eine Messgerät sei ausser-

Die Figuren 8—12 zeigen einige Ausschnitte aus den zahlreichen, von uns in dieser Weise hergestellten Vergleichsaufnahmen.

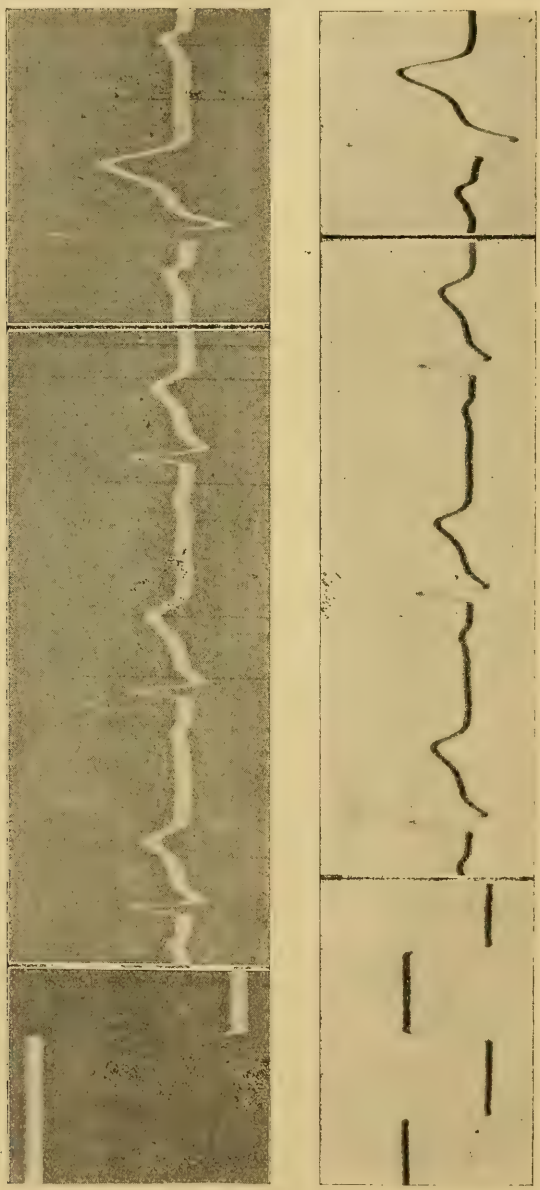


Fig. 8. Gleichzeitig mit parallel geschalteten Messgeräten aufgenommene Elektrodiagramme: obenSaitengalvanometer mit 3 μ dicker Saite, unten Spulengalvanometer; links Dämpfungskurven, Mitte Elektrokardiogramm bei der Empfindlichkeit 1 Millivolt = 1 cm, rechts dsgl. bei der Empfindlichkeit 1 Millivolt = 2,7 cm. (Originalgrösse.)

ordentlich träge, während das andere, mit ihm in denselben Stromkreis eingeschaltete sich sehr rasch einstellt. Von aussen her werde in beide Galvano-

Sie zeigen, dass auch die feinsten Einzelheiten, verschiedenartige Spaltungen der Vorhofszacke, auf Muskelzuckungen zurückzuführende Zäckchen usw. in zusammengehörigen Elektrokardiogrammen vollkommen gleich wiedergegeben sind. (In allen Aufnahmen war die

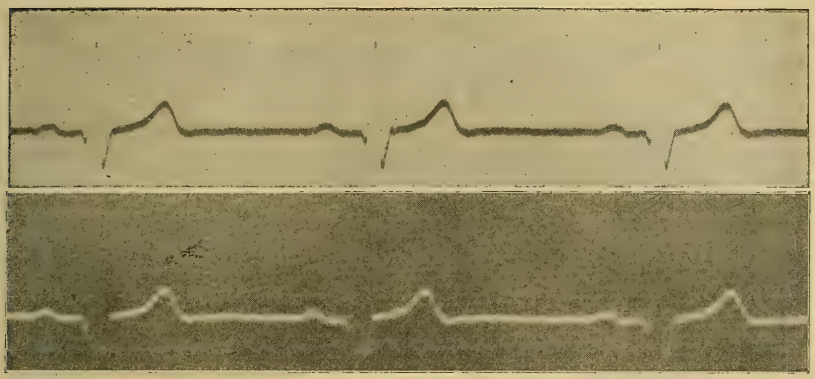


Fig. 9. Gleichzeitig mit parallel geschalteten Messgeräten aufgenommene Elektrokardiogramme: oben Spulengalvanometer, unten Saitengalvanometer mit 1,3 μ dicker Saite. Eingestellte Empfindlichkeit 1 Millivolt = 1 cm. (Originalgrösse.)

meter ein Stromstoss gesandt, der so rasch verläuft, dass das träge Instrument sich erst in Bewegung setzt, wenn er vorbei ist. Die Spule des trägen Instrumentes schwingt aus ihrer Ruhelage wie ein angestossenes Pendel lediglich aus eigener Kraft heraus und kehrt bei richtiger Dämpfung sanft in die Ruhelage zurück. Sie erzeugt hierbei durch ihre Bewegung im Magnetfeld einen Gegenstrom, der hemmend wirkt und wesentlich die Dämpfung des Messsystems mit hervorruft. Was zeigt nun das rasch schwingende Messgerät? Es wird den richtigen Verlauf des Stromstosses angeben, hernach aber Ausschläge vollführen durch den Strom, der in es von dem trägen Instrument gesandt wird. Der Gegenstrom wirkt also hier nicht mehr lediglich dämpfend, sondern ruft eine besondere Bewegung hervor.

Die von den beiden Messgeräten gezeichneten Kurvenzüge verlaufen grundverschieden. Das träge Messgerät gibt nur die wirklichen Stromschwankungen, aber vollständig entstellt, an, das andere die wirklichen Stromschwankungen wenig entstellt und ausserdem noch Schwankungen, die man irgendwie aus dem vom trägen Messgerät gezeichneten ganz entstellten Bild der wirklichen Stromschwankungen herleiten kann.

Sind die Messgeräte, die infolge der gewählten Schaltung aufeinander arbeiten, einander Stück für Stück vollständig gleich, so treten keine Komplikationen auf, die geschriebenen Kurvenzüge fallen vollkommen gleich aus. Das gleiche ist angenähert der Fall, wenn die Messgeräte nur in ihren mechanischen Verhältnissen einander gleich sind, aber zum Beispiel bei ihrer Bewegung verschiedene Gegenströme erzeugen, wie dies bei Spule und Saite der Fall ist.

Papiergeschwindigkeit ungefähr 40 mm in der Sekunde.) Ganz besonders deutlich wird die Übereinstimmung an der Aufnahme, die Fig. 12 wiedergibt, bei der durch zögerndes Einschalten und dadurch hervorgerufene unsichere Kontaktbildung sehr unregelmässige und rasch wechselnde Spitzengruppen gezeichnet sind. Sämtliche Zäckchen finden

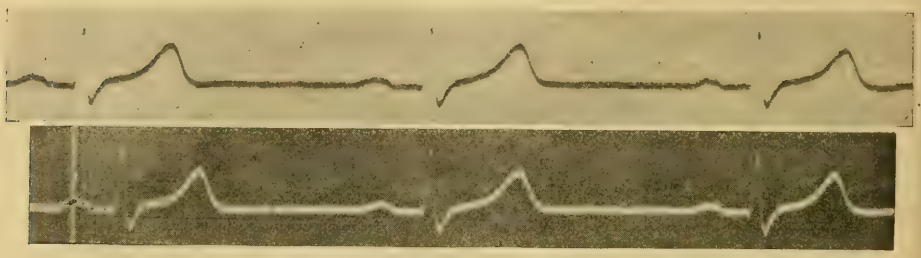


Fig. 10. Wie Fig. 9. (Originalgrösse.)

sich in beiden Aufnahmen. Winzige, nur mit der Lupe feststellbare Verschiedenheiten in dem zeitlichen Auftreten einzelner Spitzchen sind auf die ein wenig grössere Einstellungszeit des Saitengalvanometers zurückzuführen.

Aus dem Mitgeteilten ergibt sich, dass die Gleichwertigkeit der

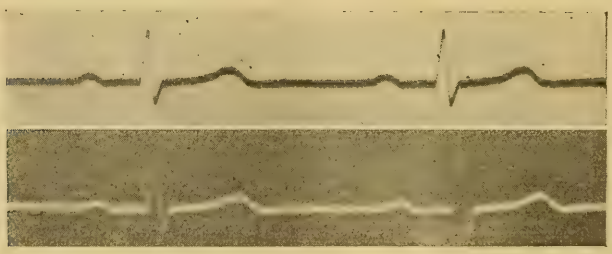


Fig. 11. Gleichzeitig mit hintereinander geschalteten Messgeräten aufgenommene Elektrokardiogramme: oben Spulengalvanometer, unten Saitengalvanometeer mit 1,3 μ dicker Saite. Eingestellte Empfindlichkeit 1 Millivolt = 1 cm. (Originalgrösse.)

Leistung des Saiten- und Spulengalvanometers, entsprechend unseren theoretischen Erwägungen, auch durch den praktischen Versuch einwandfrei bewiesen wird. Auch die genaueste Ausmessung der gleichzeitig, sowohl mit nebeneinander wie mit hintereinander geschalteten Messgeräten aufgenommenen Kurven zeigt, dass dieselben völlig identisch sind.

Doch da die Elektrokardiographie keine blosse Laboratoriums-

methode, sondern vielmehr ein integraler Bestandteil unserer modernen praktischen Herzdiagnostik darstellen soll und immer mehr darstellen wird, so dürfen hier einige weitere, aus der Praxis sich ergebende Vorteile des Spulengalvanometers gegenüber dem Saitengalvanometer nicht unerwähnt bleiben.

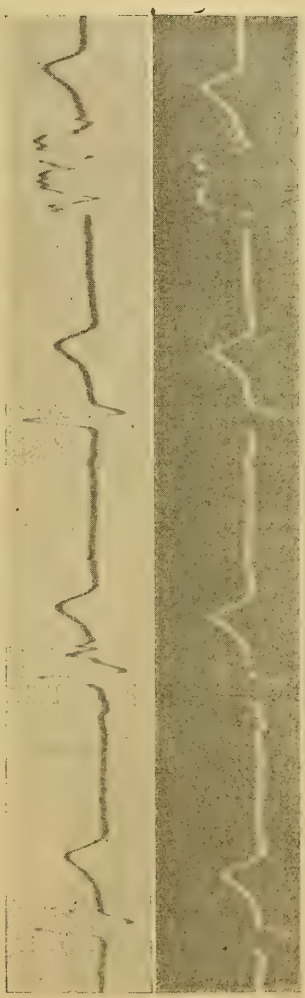


Fig. 12. Gleichzeitig mit parallel geschalteten Messgeräten gezeichnete Kurven: Elektrokardiogramm mit absichtlich durch losen Kontakt hervorgerufenen Störungen. Oben Spulengalvanometer, unten Saitengalvanometer mit 1,3 μ dicker Saite.

1. Jeder, der mit dem Saitengalvanometer gearbeitet hat, weiss, wie tückisch die Seele des Apparates, die Saite ist, wie leicht sie springt. Die Technik des Einspannens der Saite ist schwer zu erlernen; nur wenige Mechaniker, geschweige denn Ärzte beherrschen sie. Auch erfordert das richtige Spannen der Saite eine grosse Übung. Diese ganzen Nachteile, die das Arbeiten mit dem Saitengalvanometer sehr komplizieren, fallen bei dem Spulengalvanometer weg; Störungen an demselben lassen sich bei einigermaassen sorgsamer Handhabung, auch durch den wenig Geübten, leicht vermeiden. Dazu kommt noch die enorme Empfindlichkeit des Saitengalvanometers äusseren Erschütterungen (Fuhrwerken, Trambahnen auf der Strasse) gegenüber, die bei dem Spulengalvanometer deshalb weit weniger in Betracht kommen, weil dessen weit geringeres Gewicht (Edelmann = 75 kg, Siemens & Halske = 7½ kg!) seine Lagerung auf Erschütterungen auffangenden Gummibällen ermöglicht.

2. Durchblättert man die umfangreiche Literatur, in der Saitengalvanometerkurven abgebildet sind, so sieht man, wie schwierig es ist, auch technisch gut gelungene, weiss auf schwarzem Untergrund

registrierte Kurven mit genügender Deutlichkeit in Autotypie wiederzugeben. Schnelle Vorgänge in der Kurve, z. B. die R-Zacke, kommen, besonders bei nicht einwandfreiem Licht (Regulieren der Lampe), nicht oder kaum zur Erscheinung und müssen nachretouchiert werden. Auch ist zum Druck nur teures Glanzpapier zu verwenden. Auch diese Nachteile fallen bei einigermaassen gut gelungenen Spulengalvanometeraufnahmen, da sie schwarz auf weiss geschrieben sind, auch bei Verwendung mässigen Druckpapiers weg.

3. Wie aus demnächst zur Veröffentlichung kommenden Untersuchungen von Schrumpf hervorgeht, lässt sich das Spulengalvanometer mit mehreren Spiegelkymographen nach Frank'schem Prinzip sowie Herztonregistrierapparaten derart kombinieren, dass gleichzeitig ein Elektrokardiogramm, ein Venenpuls und ein Arterienpuls aufgezeichnet werden können, eine Methode, die in der feineren Herzdiagnostik praktisch und theoretisch viel leistet und zu leisten verspricht. Fig. 13 und 14 zeigen solche polygraphische Kurven.

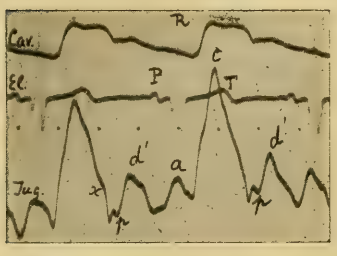


Fig. 13. Gleichzeitige Aufnahme von Carotis, Elektrokardiogramm und Jugularis. (2/3 Originalgrösse.)

4. Entgegen Nicolai, Strubell u. a. haben Lewis und vor allen Dingen A. Hoffmann betont, wie wichtig es ist, in jedem Fall das Elektrokardiogramm nicht bloss in Ableitung 1, sondern auch, und zwar gleichzeitig, in Ableitung 2 und auch 3 abzunehmen, eine Auffassung, deren Richtigkeit wir auf Grund unserer eigenen Erfahrungen voll und ganz bestätigen müssen. Nur dadurch wird es möglich, kleine Abweichungen des Elektrokardiogramms von der Norm auch sicher aufzudecken. Diesem Postulat der gleichzeitigen Aufnahme des Elektrokardiogramms in verschiedenen Ableitungen entspricht nun A. Hoffmann dadurch, dass er gleichzeitig mit drei konvergent aufgestellten Saitengalvanometern arbeitet, deren Kurven übereinander zu liegen kommen. Es ist dies jedoch eine teure und komplizierte Apparatur, die wohl den wenigsten zugänglich sein dürfte. Weit leichter kann nun durch das Spulengalvanometer die gestellte Anforderung erfüllt werden, indem in einen Apparat mehrere Schleifen eingebaut werden. Über einen derartigen Apparat, der ebenfalls mit den oben erwähnten Marey'schen Kapseln versehen werden kann, werden wir demnächst genauer berichten.

Ein technisch gutes Elektrokardiogramm muss von jeder lästigen Beimengung durch fibrilläre Zuckungen der Körpermuskulatur frei sein, ein Postulat, welches leider, gleichgültig, ob ein Saiten- oder Spulengalvanometer benutzt wird, nicht immer leicht zu erfüllen ist. Da vor kurzem die Anfrage an uns gerichtet worden ist, ob nicht diese manchmal vorkommenden Zitterbewegungen im Elektrokardiogramm auf ein fehlerhaftes Arbeiten des Apparates zurück-

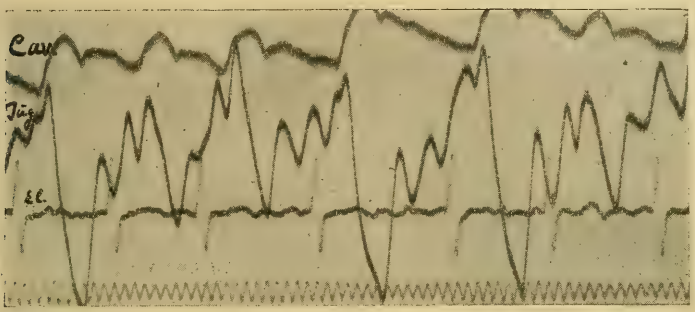


Fig. 14a. Arrhythmia totalis. Vorhofflattern. (2/3 Originalgrösse.)

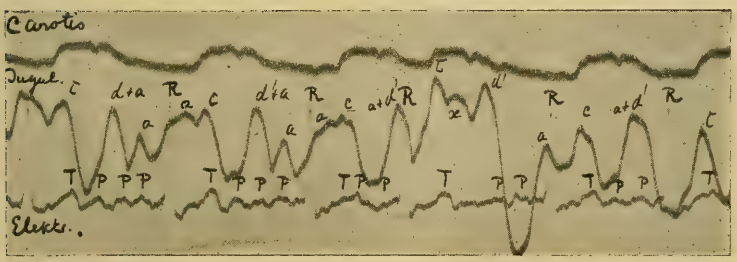


Fig. 14b. Arrhythmia totalis. Vorhofflattern. (2/3 Originalgrösse.)

zuführen seien, so halten wir es für angebracht, diese Frage hier näher zu erörtern.

Bei manchem nervösen Menschen erhält man verzitterte Elektrokardiogramme, wie sie in Fig. 15—24 dargestellt werden. Wir haben eingehende Versuche, speziell auch an uns selbst, angestellt, um zu finden, wie sich diese störenden und oft völlig unbrauchbaren Zitterkurven vermeiden lassen, und empfehlen auf Grund derselben zunächst folgende Vorsichtsmaassregeln bei der Aufnahme:

Vor der Aufnahme lässt man die Patienten zunächst, im warmen Raum, mindestens 1/2 Stunde ruhig sitzen oder liegen. Die Aufnahme selbst muss in bequemer Rückenlage vorgenommen

werden, die Arme bequem ohne jegliche Anspannung der Muskeln ausgestreckt. Sehr wichtig ist, dass der Patient nicht friert; es muss daher der Raum recht warm, es dürfen die angelegten Elektroden nicht kalt sein. Ängstigt sich ferner der Patient vor der Aufnahme, oder wird er durch Geräusche und Bewegung um sich herum abgelenkt, so kann seine Kurve dadurch unruhig werden (daher verdunkelter Raum, kein Lärm, keine Zuschauer); dasselbe geschieht, wenn er zum Beispiel einen Harndrang verspürt. Was da alles für Momente mitsprechen, begreift man am besten, wenn man an sich selbst Aufnahmen vornehmen lässt; die leichteste Unbehaglichkeit, Umbequemlichkeit in der Lage, innere Unruhe usw. ruft ein Zittern in der Kurve hervor, und als genauer Selbstbeobachter ist man bald in der Lage, zu fühlen, ob die aufgenommene Kurve glatt oder verzittert ist.

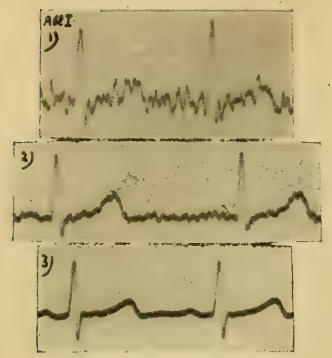


Fig. 15. (2/3 Originalgrösse.)

Trifft man nun diese verschiedenen Vorsichtsmaassregeln, und es ist dies eine nicht bloss technische, sondern auch psychologische

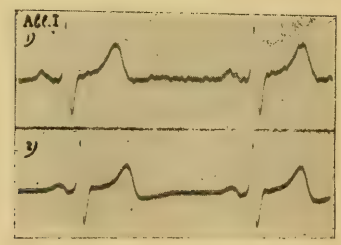


Fig. 16.
(2/3 Originalgrösse.)

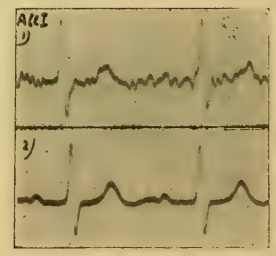


Fig. 17.
(2/3 Originalgrösse.)

Kunst, die meist nur ein Arzt und wohl kaum eine Hilfsperson genügend beherrschen wird, so gelingt es in den meisten Fällen, einwandfreie Kurven zu erzielen. Bei genügender Geduld lässt sich dies in einer Sitzung erreichen (Fig. 15); sonst muss man eben den Patienten an einem anderen Tag wieder aufnehmen; wenn er sich an die Prozedur gewöhnt und besonders eingesehen hat, dass er keinen „elektrischen Schlag“ bekommt, wird seine Kurve ruhig (Fig. 16 u. 17).

Es ist uns aufgefallen, dass manchmal ein starkes Zittern in

Ableitung 1 in Ableitung 2 und 3 viel schwächer ist oder verschwindet; es scheint uns dies hauptsächlich bei mit ihren Armen schwer arbeitenden Menschen der Fall zu sein. Es dürfte auch bei denselben plausibel sein, dass ihre Armmuskulatur besonders stark zittert.

Es gibt nun ganz wenige Menschen, bei denen es trotz aller Vorsichtsmaassregeln nicht gelingt, in Ableitung 1, 2 oder 3 glatte Kurven zu erlangen. Es sind dies durchweg schwer nervöse Individuen, wie sie zurzeit besonders unter Kriegsneurotikern (Verschütteten) angetroffen werden, denen man das Zittern oft schon mit blossem Auge ansteht. Hier hilft bloss die direkte Abnahme des Elektro-

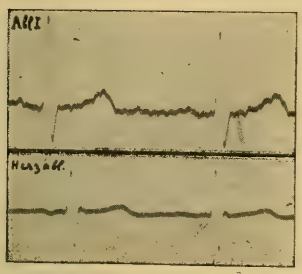


Fig. 18. (2/3 Originalgrösse.)

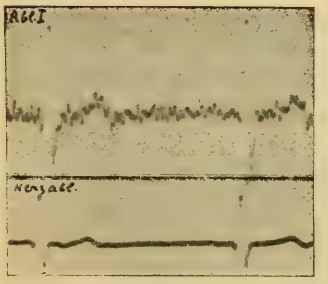


Fig. 19. (2/3 Originalgrösse.)

kardiogrammes von der Brustwand, wobei die eine Elektrode (zirka 15 × 5 cm grosse Bleiplatten in mit Kochsalzlösung angefeuchtetem Mull eingewickelt) auf die Herzbasis, die andere auf die Herzspitze durch Gurte festgeschnallt wird. Auf diese Weise erhaltene Elektrokardiogramme sind immer glatt, auch bei den stärksten Zitterern. Leider ist aber bei dieser Ableitung der maximal zu erreichende Ausschlag oft so klein, dass die P-Zacke, auf die es ja oft besonders ankommt (Leitungshemmungen, Vorhofflimmern!), nur sehr schwach oder gar nicht ausgeprägt ist (Fig. 18—21). In jedem Fall muss man beide Elektroden unter Beobachtung des Spiegelbildes in der Mattscheibe so lange hin und her schieben, bis man das Optimum des Ausschlages gefunden hat. In vielen Fällen liefert jedoch auch die direkte „Herzableitung" recht ansehnliche Ausschläge (Fig. 18, 19, 22).

Fig. 24 zeigt intermittierendes Zittern einer Kurve.

Bei manchen schwer dyspnoischen Patienten, die nicht ruhig liegen können und daher zittern, versucht man zunächst die Aufnahme im Sitzen, dann die direkte Herzableitung.

Wichtig ist die Entscheidung, ob ein Zittern in der Kurve durch

ein Flimmern der Vorhöfe oder durch fibrilläre Zuckungen der Körpermuskulatur hervorgerufen wird. Für das Vorhofflimmern spricht natürlich eine absolute Unregelmässigkeit der Ventrikelausschläge.

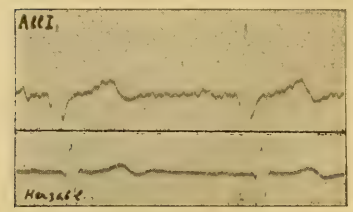


Fig. 20. (2/3 Originalgrösse.)

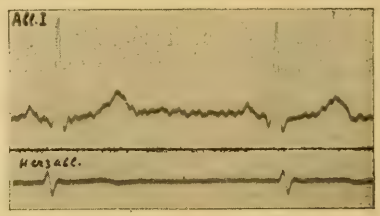


Fig. 21. (2/3 Originalgrösse.)

Oft superponieren sich auch Flimmerausschläge des Vorhofs und Zittern der Muskulatur. In diesen Fällen auch greift man zur „Herzableitung", in der, wenn auch nur sehr schwach, das Flimmern des Vorhofs sichtbar wird (Fig. 23). Jedoch wird der Geübte im Elektrokardiogramm ohne weiteres, besonders in Ableitung 2 und 3, ein Vorhofflimmern und besonders ein Vorhofflattern resp. eine Vorhoftachysystolie erkennen können.

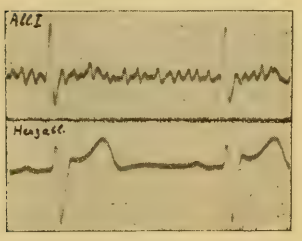


Fig. 22. (2/3 Originalgrösse.)

Wir haben uns des längeren damit beschäftigt, zu untersuchen, ob Zitterbewegungen in der Kurve durch Benutzung verschiedener Arten von Elektroden beeinflusst werden können, und sind hierbei zu einem negativen Ergebnis gekommen, speziell auch was die Anwendung unpolarisierbarer Elektroden an-

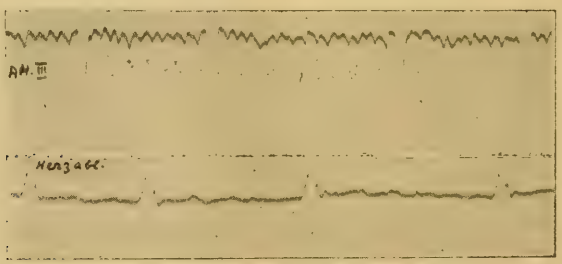


Fig. 23. (2/3 Originalgrösse.)

belangt. Wir benutzen zurzeit nur noch Bleibinden von 1 m Länge und 5 cm Breite, eingewickelt in mit Kochsalzlösung getränktem Mull oder Flanell. Dieselben werden um Vorderarme resp. Unter-

schenkel gewickelt und müssen bei jeder Aufnahme neu angefeuchtet werden, da sonst elektrolytische Vorgänge die Reinheit der Kurve stören können. Auch die Bleistreifen müssen öfters erneuert werden. Das Benutzen dieser Bleibinden ist, wenn man Zitterkurven vermeiden will, entschieden empfehlenswerter als die Verwendung des Vierzellenbades, da in demselben die Vorderarme einen nicht genügend ruhigen Halt haben.

Fig. 24. (2/3 Originalgrösse.)

Aus diesen Ausführungen ergibt sich, dass schuld an Zitterkurven ausschliesslich der Patient und der Untersucher, nicht der Apparat ist.

Eine Verminderung der Empfindlichkeit des Elektrokardiographen, wodurch auch etwaige Zitterbewegungen verringert würden, wäre ein Fehler. Wir brauchen Kurven mit genügend grossem Ausschlag, um Feinheiten des Reizablaufes zu untersuchen, und dass das Spulengalvanometer wesentlich empfindlicher ist als das Saitengalvanometer, halten wir für einen Vorteil des ersteren letzterem gegenüber. Besonders alte Individuen geben mit dem Saitengalvanometer oft so kleine Ausschläge, dass die betreffenden Kurven ganz unbrauchbar sind, und dass eine „Herzableitung“ mit ihm in vielen Fällen kaum gelingt. An den Fig. 18 bis 23 ist die untere Kurve jedes Mal mit der grösstmöglichen Empfindlichkeit aufgenommen, während die obere noch grösser hätte dargestellt werden können.

Bis vor einigen Jahren wurde der Fehler begangen, die Elektrokardiographie als eine „Herzfunktionsprüfungsmethode“ zu betrachten, ein Irrtum, der die Methode in den Augen vieler Ärzte, und besonders vieler Praktiker, diskreditiert hat. Aus dem Verhältnis der Grösse der verschiedenen Zacken zu einander, der Ausgiebigkeit der negativen Bestandteile der Kurve, dem Verhalten der T-Zacke (Nachschwankung)

wurden zum mindesten sehr unvorsichtige Schlüsse über die Funktionstüchtigkeit des Herzens, über die Herzkraft gezogen. Von all dem lässt sich heute nicht mehr viel aufrechterhalten. Die viel umstrittene Bedeutung der S-Zacke (Ip) ist mehr als problematisch. Sicher bedeutet ferner zwar eine relativ niedrige, fehlende oder gar negative Nachschwankung eine Schwäche der Ventrikel, aber ein Todesurteil für den betreffenden Patienten bedeutet sie noch lange nicht. Gerade in diesem Punkte ist das Vergleichen der Elektrokardiogramme in verschiedenen Ableitungen von grösster Wichtigkeit; wie oft ist bei ganz normalen Herzen in Ableitung 2 oder 3 die Nachschwankung negativ. Endlich ist nicht zu vergessen, dass viele schwer kranke Herzen kurz vor dem Tode besonders stark ausgebildete Nachschwankungen des Elektrokardiogrammes, auch in Ableitung 1, aufweisen. Deshalb erscheint uns das genaue Ausmessen der einzelnen Kurven, des Grössenverhältnisses der einzelnen Bestandteile zueinander, die genaue Eichung der Kurve, wenigstens für die allgemeine Praxis eine unnötige Mühe. Viel wichtiger ist das Aufsuchen auch geringfügiger Abweichungen in der Form der P- und R-Zacke in verschiedenen Ableitungen, alles Momente, die auf ein ungleichmässiges Arbeiten der kongruenten Herzabschnitte hinweisen, ein Gebiet, auf dem noch viel zu erforschen bleibt. Vor allem aber ist die Elektrokardiographie für die Ergründung aller Störungen des Herzrhythmus sowie aller Störungen des Reizablaufes innerhalb des Herzens die méthode de choix; darin leistet sie, was keine andere Methode leistet, und in dieser Richtung weiter ausgebaut, wird sie immer mehr ein unentbehrlicher Bestandteil unserer modernen Herzdiagnostik werden, sowohl allein wie in Verbindung mit der Aufnahme der Venenpulskurve und der Herztöne.

Über den Einfluss von Temperatur und Konzentration auf die Giftigkeit von Lösungen, besonders von Elektrolyten.

Von

Otto Hartmann, Graz.

(Mit 3 Textfiguren und Tafel III und IV.)

Einleitung.

Vor allem sind es folgende Aufgaben, deren Bearbeitung nachstehende Zeilen dienen. Zunächst: eine möglichst grosse Anzahl verschiedenster, meist anorganischer Chemikalien in ihrem Einfluss in Lösung auf die Lebensdauer bei verschiedener Konzentration und je drei verschiedenen Temperaturen zu untersuchen, um auch den Einfluss verschiedener Konzentration auf die Grösse der Temperaturkoeffizienten, sowie einen eventuellen Einfluss der Temperatur auf den Verlauf der Konzentrationsgiftigkeitskurve festzustellen. Dann: eine grössere Anzahl Stoffe bei einer Konzentration aber über ein grosses Temperaturgebiet in möglichst vielen Temperaturintervallen zu untersuchen, um das Verhalten der Temperaturkoeffizienten der Lebensdauer in verschiedenen Temperaturbereichen und bei verschiedenen Stoffen kennen zu lernen. Ausserdem wird zu erfahren versucht, wie sich die Giftigkeitsabnahme verschiedener Stoffe bei Verdünnung wie bei Temperaturabnahme gestaltet und wie sich der Einfluss dieser eben bei verschiedenen Stoffen stark verschiedener Abnahme auf die Giftigkeitsreihenfolge der Substanzen bei niederer Temperatur bzw. Konzentration einerseits und hoher Temperatur bzw. Konzentration anderseits gestaltet. Auch werden die Gleichungen für die Beziehung: Konzentration-Lebensdauer und: Temperatur-Lebensdauer untersucht und der Einfluss des Grades der absoluten und spezifischen Giftigkeit der untersuchten Substanz auf die Gestalt

ihrer diesbezüglichen Kurven festzustellen versucht. An die Temperaturexperimente schliesst sich eine Betrachtung über die den absoluten Grad der Giftigkeitszunahme bei Temperaturerhöhung sowie den „Gang" der Temperaturkoeffizienten etwa bestimmenden Momente physiologischer nnd physikochemischer Art an. Endlich wird eine neue Gleichung abgeleitet, die den Einfluss von Temperatur und Konzentration im Zusammenhange auf die Lebensdauer bzw. Giftigkeit von Lösungen einigermaassen darzustellen erlaubt.

Material und Methode.

Bei der quantitativen Untersuchung des Einflusses von Temperatur und Konzentration und der Kombination beider Faktoren auf die Giftigkeit von Lösungen gemessen an der Lebensdauer, kann man offenbar mehrere Wege einschlagen. Entweder man misst die Abnahme der Individuenzahl nach gleichen Zeiten der Einwirkung des Giftes — Gift hier im weitesten Sinne gebraucht — und bestimmt aus den so erhaltenen, auf einer Kurve bestimmter Gestalt liegenden Werten den Giftigkeitskoeffizienten (Desinfektionskonstante) für die betreffende Konzentration und Temperatur. Dieser Weg wurde bei der Giftwirkung auf die Keimfähigkeit von Bakteriensporen bisher besonders angewendet. Handelt es sich um Organismen, deren Absterben man unmittelbar verfolgen kann, so wird man die mittlere Lebensdauer aus einer grossen Anzahl von Einzelbeobachtungen errechnen. Schliesslich kann man auch — eine Methode, die Zehl bei der Untersuchung der Giftwirkung auf Pilzsporen anwandte — die Maximalkonzentrationen empirisch ermitteln, die gerade noch die Sporenkeimung gestatten bzw. hemmen (Methode der Grenzkonzentrationen und ihre Beeinflussung durch Temperatur). Diese Methode bringt allerdings einen komplizierenden Faktor, durch den sie sich von den anderen Untersuchungsweisen prinzipiell unterscheidet, dadurch hinein, dass sie beim Studium des Temperatureinflusses auf die Giftigkeit — und gleiches gilt, wenn man bei derselben Temperatur die Giftigkeit verschiedener Substanzen nach ihren Grenzkonzentrationen vergleichen will — je nach der Temperatur verschieden starke Grenzlösungen findet, die miteinander auf Grund ihrer molaren bzw. perzentuellen Konzentration verglichen werden sollen, wobei aber je nach der Verdünnung der Gehalt an den meistens die Giftigkeit bestimmenden Ionen ein relativ zur Konzentration sehr ver-

schiedener ist, so dass uns diese kein einfach proportionales Maass jener ergibt. Obige Bestimmungsmethode wäre dann einwandfrei, wenn, was eben nicht der Fall ist, die Giftigkeit bei gleicher Temperatur einfach der Konzentration proportional wäre.

Die von mir verwendete Untersuchungsmethodik ist zwar mit keiner der vorbesprochenen identisch, aber mit der zweiten sehr nahe verwandt.

Das Untersuchungsobjekt ist die zu den Cladoceren (Familie Bosminidae) gehörige, sehr kleine (etwa 0,5—0,7 mm grosse) Bosmina longirostris *O. F. M.* Diese Objekte standen von Mai bis Juli 1916 im Plankton eines kleinen Teiches in ungeheurer Menge und fast wie in Reinkultur ohne Beimengungen anderer Organismen zur Verfügung. Auf diese Verhältnisse gründet sich meine Methodik. In weithalsige Eproubetten wurde die betreffende Lösung bis zu einer bestimmten Höhe eingefüllt, hierauf wurde dem eingedickten, mit destilliertem Wasser ausgewaschenen, stets frischen Planktonmaterial mit einer Pippette eine stets annähernd gleich grosse Menge (mindestens 70—100) Tiere entnommen[1]), in die Lösung gebracht, hierauf schnell gut durchgemischt und nun mit der Lupe oder mit freiem Auge beobachtet. Die kleinen, annähernd kugelförmigen Tiere schwimmen nun mit schwirrenden Antennenschlägen ausserordentlich rasch umher, bis sich ziemlich plötzlich (besonders bei höherer Konzentration) eine Verlangsamung bemerkbar macht, der bald das Absinken der toten Tiere folgt. Dieses Absterben, als dessen Kriterium eben das ziemlich ausgeprägte Aufhören der Antennenbewegungen dient, findet in Anbetracht der absolut kurzen Versuchsdauer und der grossen Gleichartigkeit des Materials bei der Hauptmasse der Objekte annähernd gleichzeitig statt. So kann man also die mittlere Lebensdauer einer grossen Anzahl von diesen Tieren in theoretisch zwar nicht einwandfreier, praktisch aber, wie die Versuche und zahlreiche Kontrollen gezeigt haben, in völlig zureichender Weise bestimmen[2]). Andere Cladocerenfamilien und überhaupt Entomostraken

1) Die dabei mitgenommene, annähernd immer konstante Menge von Aqu. dest. kommt wegen dieser Konstanz und wegen ihrer Kleinheit kaum in Frage.

2) Da diese Tiere im Laufe ihrer parthenogenetischen Fortpflanzung zu verschiedenen Monaten oft verschiedene Vitalität zeigen, so sind nur Versuche an diesbezüglich homogenem Material, also nur innerhalb eines Zeitraumes von etwa 1—2 Wochen, gut vergleichbar. Ein und derselbe Stoff wurde natürlich immer innerhalb 1—2 Tagen bearbeitet.

eignen sich für derartige Untersuchungen, bei denen die Giftigkeit nach dem Aufhören der Antennenbewegungen bestimmt wird, überhaupt wenig, denn sie schwimmen in den Lösungen oft überhaupt nicht, sinken, obwohl keineswegs tot, wie man durch mechanische Reizung feststellen kann, offenbar infolge einer Art Chokwirkung zu Boden, während meine Untersuchungsobjekte lebhaft umherschwimmen und später ziemlich unvermitteltes Aufhören der Bewegungen zeigen.

Eine besondere Besprechung erfordern noch die Untersuchungen bei 0° C. Zunächst habe ich auch hier dieselbe direkte Methode der Todespunktsbestimmung angewendet, nur wurde hier in Anbetracht der an sich bewegungshemmenden niederen Temperatur nicht das Absinken als Todesanzeichen betrachtet, sondern das Aufhören der auch am Boden noch einige Zeit andauernden trägen und deshalb zum Schwimmen unzureichenden Antennenbewegungen. Wenn man nun aber nach Eintritt dieser allgemeinen Bewegungslosigkeit die Versuchstiere plötzlich in der betreffenden Lösung auf 10—20° C. erwärmt, so treten von neuem die Antennenbewegungen und in Anbetracht der hohen Temperatur ziemlich lebhaft auf. Also ist die völlige Bewegungssistierung in der Giftlösung bei 0° C. eine Temperaturwirkung allein, die deshalb hier relativ viel zu geringe Lebensdauer vortäuscht. Demnach sind alle Werte für 0° C. auf der Tabelle I zu niedrig und wie leicht ersichtlich diejenigen bei niederer Konzentration, wohl auch etwas mehr als die bei höherer. Dass ich trotzdem diese Versuchsergebnisse, die eben noch vor Erkenntnis der durch die Methode bedingten Fehler gewonnen wurden, mitteile, hat seinen Grund darin, dass die relativen Verhältnisse, wenn sie von den niedersten Konzentrationen absehen, trotzdem einigermaassen dargestellt werden.

Um diese Versuchsfehler bei 0° C. zu eliminieren und zu richtigen absoluten Werten, wie sie der Tabelle III zugrunde liegen, zu gelangen, verfuhr ich folgendermaassen. Es wurde nämlich durch zahlreiche Versuche bestimmt, wie lange es dauert, bis die in der betreffenden Lösung bei 0° C. befindlichen Versuchstiere bei plötzlicher Erwärmumg des Versuchsglases auf 10—20° C., also nach Aufhebung der an sich lähmenden niederen Temperatur, eben kein Wiedererwachen der Antennenbewegungen mehr zeigen. Diese Zeit ist dann natürlich die Lebensdauer bei 0° C., die allein von der Giftwirkung der gelösten Substanz und

nicht von der vorübergehenden Temperaturlähmung abhängt. Auf diese Weise gelangt man allein zu exakten Werten für die grosse Lebensdauer in Giftlösungen bei 0° C., die eben offenbar gerade durch diese lähmende und den Stoffwechsel aufs Minimum herabsetzende Temperaturwirkung bedingt ist. Zu bemerken wäre noch, dass sich die Temperaturen der Versuchsflüssigkeit natürlich mit praktisch unendlich grosser Geschwindigkeit auf die winzigen Versuchstiere übertragen, wodurch ebenfalls unser Material als sehr günstig charakterisiert ist.

Die Konstanterhaltung der Temperatur erfolgte in allen Versuchen durch ein Wasserbad, und es ist ein leichtes die Temperatur innerhalb der in Betracht kommenden Versuchszeiten konstant zu erhalten. Dass sowohl die höchste verwendete Temperatur (35,5° C.) als auch reines destilliertes Wasser für sich allein die Tiere innerhalb des Vielfachen der Versuchszeiten nicht schädigen, wurde ebenfalls zur Kontrolle festgestellt.

Für alle Versuche wurden die betreffenden Substanzen natürlich in chemisch reiner Qualität in bestimmt konzentrierten Ausgangslösungen (meist 1 Mol.) zugrunde gelegt, deren Konzentration gleichzeitig als Konzentration 1,0 in den Tabellen figuriert. In den Konzentrationsversuchen wurden dann die Lösungen in zehn Konzentrationen von 1,0—0,1 verwendet. Die Ausgangskonzentration (1,0) ist fast immer die molare, und demgemäss geben die Dezimalbrüche der Tabellen unmittelbar Molenbrüche an, nur in Fällen sehr giftiger oder schwer löslicher Substanzen wurden als Einheitslösungen stärkere Verdünnungen zugrunde gelegt, was in den Tabellen immer vermerkt ist. In der zweiten Versuchsserie, die den Einfluss stark verschiedener Temperaturen vornehmlich untersucht, bei Konstanz der Konzentration, wurde diese je nach der Substanz so gewählt, dass leicht messbare, weder zu lange noch zu kurze mittlere Lebensdauern resultierten.

Die Ergebnisse wurden absichtlich nach allen Richtungen hin in Tabellenform ausgewertet, da nur so ein einigermaassen guter Überblick über die verschiedenen Beziehungen zwischen spezifischer Giftigkeit, Temperatur und Konzentration der zahlreichen Stoffe gewonnen werden kann.

Tabelle I.

Konzentration und Giftigkeit bei verschiedener Temperatur.

Substanz und molare Konzentration	Temp. ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
1.	0	130 1,0	150 1,1	195 1,5	220 1,6	250 1,9	270 2,0	340 2,6	420 3,2	660 5,0	1320 10,1
HCOOH	13	50 1,0	60 1,2	75 1,5	82 1,6	90 1,8	105 2,1	130 2,6	195 3,8	300 6,0	660 13,2
m	18	33 1,0	40 1,2	45 1,3	48 1,4	60 1,8	75 2,2	95 2,8	170 5,1	225 6,8	410 12,4
$\frac{m}{10}$	30	20 1,0	23 1,1	26 1,3	30 1,5	34 1,7	36 1,8	43 2,1	70 3,5	90 4,5	145 7,2
2.	0	140 1,0	160 1,1	190 1,3	240 1,7	300 2,1	390 2,7	510 3,6	900 6,4	1500 10,7	—
HCl	13	55 1,0	75 1,3	85 1,5	100 1,8	120 2,1	155 2,8	180 3,2	330 6,0	480 8,7	900 16,3
m	18	43 1,0	45 1,0	48 1,1	65 1,5	75 1,7	85 1,9	105 2,4	185 4,3	300 6,9	600 13,9
$\frac{m}{10}$	30	20 1,0	25 1,2	30 1,5	40 2,0	45 2,2	55 2,7	60 3,0	80 4,0	170 8,5	240 12,0
3.	0	240 1,0	280 1,1	300 1,2	320 1,3	340 1,4	380 1,5	450 1,8	600 2,5	840 3,5	1200 5,0
Pikrinsäure	13	180 1,0	210 1,1	240 1,3	270 1,5	300 1,6	360 2,0	440 2,4	500 2,7	720 4,0	1320 7,3
m	18	110 1,0	140 1,2	180 1,6	220 2,0	240 2,1	270 2,4	330 3,0	420 3,8	520 4,7	1080 9,8
$\frac{m}{20}$	30	44 1,0	52 1,1	58 1,3	63 1,4	65 1,4	68 1,5	75 1,7	105 2,3	135 3,0	255 5,8
4.	0	240 1,0	270 1,1	285 1,1	360 1,5	480 2,0	600 2,5	780 3,2	1080 4,5	1680 7,0	—
CH_3COOH	13	65 1,0	75 1,1	90 1,3	100 1,5	130 2,6	200 3,1	230 3,5	270 4,1	600 9,2	1080 16,6
m	18	45 1,0	65 1,4	75 1,6	90 2,0	100 2,2	170 3,7	205 4,5	390 8,6	510 11,3	780 17,3
$\frac{m}{10}$	30	22 1,0	24 1,1	28 1,2	36 1,6	45 2,0	55 2,5	90 4,0	150 6,8	195 8,8	290 13,1
5.	0	210 1,0	240 1,1	300 1,4	340 1,6	390 1,8	480 2,3	630 3,0	840 4,0	1140 5,4	1800 8,5
H_2SO_4	13	110 1,0	120 1,1	140 1,2	150 1,3	190 1,7	240 2,1	290 2,6	360 3,2	600 5,4	1140 10,3
m	18	100 1,0	110	130	150	180	200	220	310	435	750
$\frac{m}{10}$	30	26 1,0	35 1,3	40 1,5	48 1,8	65 2,5	75 2,8	83 3,1	105 4,0	180 6,9	240 9,2
6.	0	240 1,0	300 1,2	340 1,4	420 1,7	480 2,0	640 2,6	900 3,7	1260 5,2	1680 7,0	—
HNO_3	13	170 1,0	190 1,1	220 1,3	255 1,5	330 1,9	400 2,3	540 3,1	900 5,2	1200 7,0	—
m	18	110 1,0	135 1,2	165 1,5	170 1,5	225 2,0	300 2,7	450 4,1	600 5,4	750 6,8	—
$\frac{m}{10}$	30	38 1,0	45 1,1	55 1,4	65 1,7	80 2,1	110 2,9	135 3,5	180 4,7	290 7,6	420 11,0

7.	0	45 1,0	55 1,2	65 1,4	67 1,4	68 1,5	72 1,6	75 1,6	80 1,7	95 2,1	130 2,8
$HgCl_2$	13	25 1,0	33 1,3	37 1,4	42 1,6	46 1,8	51 2,0	57 2,2	70 2,4	88 3,5	110 4,4
m	18	18 1,0	20 1,1	25 1,3	29 1,6	30 1,6	32 1,7	36 2,0	40 2,2	50 2,7	80 4,4
$\frac{}{10}$	30	8 1,0	12 1,5	16 2,0	17 2,1	18 2,2	19 2,3	20 2,5	27 3,3	35 4,3	40 5,0
8.	0	5 1,0	8 1,6	11 2,2	13 2,6	16 3,2	18 3,6	20 4,0	25 5,0	36 7,2	60 12,0
KNO_2	13	3 1,0	5 1,6	7 2,3	9 3,0	10 3,3	15 5,0	16 5,2	17 5,6	21 7,0	50 16,6
m	18	3 1,0	5 1,6	6 2,0	7 2,3	8 2,6	10 3,3	12 4,0	16 5,2	20 6,6	32 10,6
	30	1 1,0	2	3	4	4	5	6	8	10	16
9.	0	60 1,0	63 1,0	64 1,0	65 1,1	67 1,1	68 1,1	70 1,1	75 1,2	100 1,6	140 2,3
K_2CO_3	13	20 1,0	22 1,1	23 1,1	26 1,3	28 1,4	30 1,5	32 1,6	34 1,7	36 1,8	39 1,9
m	18	13 1,0	14 1,0	15 1,1	15 1,1	15 1,1	16 1,2	17 1,3	19 1,4	21 1,6	23 1,7
	30	3 1,0	4 1,3	5 1,6	6 2,0	7 2,3	8 2,6	9 3,0	9 3,0	10 3,3	11 3,6
10.	0	—	—	—	30	42	50	60	80	120	160
$K_2Cr_2O_7$	13	14 1,0	17 1,2	20 1,4	24 1,7	29 2,0	36 2,5	44 3,1	53 3,7	60 4,2	100 7,1
m	18	10 1,0	16	21	24	30	35	40	44	50	90
	30	8 1,0	10 1,2	12 1,5	14 1,7	16 2,0	18 2,2	23 2,8	26 3,2	30 3,7	50 6,2
11.	0	33 1,0	37 1,1	45 1,3	50 1,5	53 1,6	57 1,7	60 1,8	75 2,2	105 3,1	165 5,0
KNO_3	13	22 1,0	23 1,0	25 1,1	28 1,2	31 1,4	35 1,5	40 1,7	49 2,2	60 2,7	100 4,5
m	18	15 1,0	17 1,1	19 1,2	24 1,6	27 1,8	33 2,2	38 2,5	45 3,0	56 3,7	90 6,0
	30	8 1,0	10 1,2	11 1,3	13 1,6	15 1,8	15 1,8	17 2,1	22 2,7	27 3,3	34 4,2
12.	0	70 1,0	80 1,1	90 1,2	105 1,5	115 1,6	125 1,7	130 1,8	135 1,9	140 2,0	190 2,7
Ammoncarbonat	18	16 1,0	22 1,3	25 1,5	25 1,5	26 1,6	27 1,6	28 1,7	30 1,8	33 2,0	50 3,1
m	30	3 1,0	4 1,3	6 2,0	8 2,6	10 3,3	13 4,3	15 5,0	17 5,6	20 6,6	25 8,3
13.	0	23 1,0	25 1,0	27 1,1	31 1,3	45 1,9	65 2,8	80 3,4	105 4,5	145 6,3	420 18,2
NaOH	13	20 1,0	22 1,1	25 1,2	28 1,4	34 1,7	43 2,1	55 2,7	60 3,0	120 6,0	360 18,0
m	18	16 1,0	18 1,1	21 1,3	23 1,4	25 1,5	30 1,8	38 2,3	45 2,8	105 6,5	320 20,0
$\frac{}{10}$	30	13 1,0	14 1,0	15 1,1	15 1,1	16 1,2	17 1,3	21 1,6	20 1,5	50 3,8	120 9,2
14.	0	220 1,0	230 1,0	240 1,1	270 1,2	300 1,3	360 1,6	420 1,9	480 2,1	600 2,7	—
CrO_3	13	110 1,0	115 1,0	220 1,1	150 1,3	185 1,6	215 1,9	270 2,4	360 3,2	450 4,9	—
m	18	90 1,0	100 1,1	110 1,2	135 1,5	180 2,0	200 2,2	240 2,6	330 3,6	450 5,0	—
$\frac{}{5}$	30	47 1,0	52 1,1	60 1,2	68 1,4	77 1,6	92 1,9	110 2,3	150 3,2	190 4,0	220 4,6

Tabelle I (Fortsetzung).

Substanz und molare Konzentration	Temp. ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
15. **Ferrozyankalium** m/2	0	48 1.0	55 1,1	70 1,4	85 1,7	105 2,1	135 2,8	170 3,5	200 4,1	240 5,0	315 6,5
	13	40 1,0	42 1,0	45 1,1	47 1,1	52 1,3	56 1,4	60 1,5	75 1,8	90 2,2	110 2,7
	18	30 1,0	33 1,1	35 1,1	38 1,2	45 1,5	47 1,4	50 1,6	53 1,7	70 2,3	95 3,1
	30	17 1,0	18 1,0	18 1,0	19 1,1	21 1,2	23 1,3	25 1,4	29 1,7	33 1,9	50 2,9
16. **KBr** m	0	40 1,0	42 1,0	43 1,1	46 1,1	60 1,5	70 1,7	80 2,0	100 2,5	130 3,2	240 6,0
	13	19 1,0	22 1,1	25 1,3	30 1,5	35 1,8	40 2,1	46 2,4	70 3,6	100 5,2	170 8,2
	18	17 1,0	19 1,1	22 1,3	26 1,5	29 1,7	33 1,9	41 2,4	46 2,7	90 5,3	160 9,4
	30	8 1,0	10 1,2	12 1,5	14 1,7	16 2,0	18 2,2	22 2,7	31 3,8	45 5,6	75 9,3
17. **Ferrizyankalium** m/2	0	60 1,0	63 1,0	66 1,1	70 1,1	75 1,2	80 1,3	90 1,5	100 1,6	120 2,0	160 2,6
	13	45 1,0	47 1,0	50 1,1	50 1,1	53 1,1	57 1,2	63 1,4	66 1,4	72 1,6	130 2,8
	18	42 1,0	44 1,0	46 1,1	50 1,2	55 1,3	57 1,3	63 1,5	74 1,7	90 2,1	140 3,3
	30	16 1,0	18 1,1	19 1,2	20 1,2	22 1,3	24 1,5	27 1,6	29 1,8	35 2,0	50 3,1
18. NH_4NO_3 m	0	65 1,0	70 1,0	80 1,2	100 1,5	125 1,9	160 2,4	215 3,3	285 4,3	360 5,5	—
	13	33 1,0	35 1,0	38 1,1	44 1,3	50 1,5	60 1,8	75 2,2	155 4,6	220 7,6	420 12,7
	18	28 1,0	30 1,0	34 1,2	37 1,3	45 1,6	56 2,0	67 2,3	115 4,1	200 7,1	420 15,0
	30	16 1,0	17 1,0	18 1,1	19 1,2	21 1,3	24 1,5	26 1,6	35 2,0	55 3,4	85 5,3
19. $BaCl_2$ m	0	45 1,0	50 1,1	55 1,2	70 1,5	85 1,8	135 3,0	180 4,0	240 5,3	330 7,3	450 10,0
	13	35 1,0	37 1,0	42 1,2	45 1,3	50 1,4	60 1,7	65 1,8	70 2,0	80 2,2	120 3,4
	18	25 1,0	29 1,1	32 1,2	35 1,4	38 1,5	42 1,6	46 1,8	57 2,2	63 2,5	105 4,2
	30	5 1,0	8 1,6	12 2,4	14 2,8	16 3,2	18 3,6	19 3,8	21 4,2	30 6,0	60 12,0
20. K_2SO_4 m/2	0	73 1,0	80 1,1	90 1,2	96 1,3	100 1,3	110 1,5	130 1,7	170 2,3	220 3,0	300 4,1
	18	40 1,0	47 1,1	52 1,3	60 1,5	65 1,6	72 1,8	77 1,9	93 2,3	110 2,7	—
	30	30 1,0	34 1,1	35 1,1	36 1,2	37 1,2	38 1,2	45 1,5	45 1,5	46 1,5	50 1,6

21.	0	90 1,0	100 1,1	110 1,2	125 1,3	135 1,5	180 2,0	210 2,3	240 2,6	360 4,0	630 7,0
NH_4Cl	13	45 1,0	55 1,2	63 1,4	68 1,5	75 1,6	100 2,2	120 2,6	140 3,1	190 4,2	420 9,3
m	18	30 1,0	35 1,1	37 1,2	41 1,3	45 1,5	50 1,6	62 2,6	72 2,4	120 4,0	195 6,5
	30	15 1,0	15 1,0	17 1,1	20 1,3	24 1,6	26 1,7	30 2,0	37 2,1	68 4,5	140 9,3
22.	0	330 1,0	360 1,1	420 1,2	480 1,4	540 1,6	600 1,8	720 2,1	840 2,5	1020 3,1	1380 4,1
Eisenalaun	13	222 1,0	250 1,1	300 1,3	360 1,6	435 1,9	510 2,3	660 3,0	840 3,7	1140 5,1	—
m	18	150 1,0	180 1,2	210 1,4	260 1,7	330 2,2	400 2,6	540 3,6	720 4,8	855 5,6	—
$\frac{1}{5}$	30	80 1,0	87 1,1	90 1,1	110 1,3	125 1,5	150 1,8	180 2,2	270 3,3	420 2,2	1440 18,0
23.	0	78 1,0	80 1,0	85 1,1	90 1,1	120 1,5	150 1,9	240 3,0	480 6,1	720 9,2	1800 23,0
$Sr(NO_3)_2$	13	50 1,0	60 1,2	70 1,4	76 1,5	80 1,6	85 1,7	95 1,9	145 2,9	205 4,1	—
m	18	36 1,0	38 1,0	47 1,3	60 1,6	65 1,8	80 2,2	90 2,5	120 3,3	180 5,0	660 18,3
	30	33 1,0	36 1,1	40 1,2	42 1,2	44 1,3	46 1,4	50 1,5	75 2,2	120 3,6	300 9,1
24.	0	90 1,0	110 1,2	125 1,3	145 1,6	160 1,7	190 2,1	300 3,3	410 4,5	540 6,0	900 10,0
$NaNo_2$	13	55 1,0	66 1,2	72 1,3	85 1,5	96 1,7	110 2,0	135 2,4	150 2,7	190 3,4	330 6,0
m	18	45 1,0	53 1,2	65 1,4	66 1,4	68 1,5	80 1,7	90 2,0	117 2,6	165 3,6	280 6,2
	30	24 1,0	26 1,1	27 1,1	28 1,1	30 1,2	32 1,3	38 1,5	50 2,0	70 2,9	155 6,4
25.	0	210 1,0	250 1,1	270 1,2	290 1,3	320 1,5	340 1,6	360 1,7	420 2,0	480 2,3	660 3,1
Na_2CO_3	13	65 1,0	75 1,1	82 1,2	90 1,3	98 1,5	103 1,6	115 1,7	140 2,1	210 3,2	—
m	18	55 1,0	57 1,0	63 1,1	68 1,2	75 1,3	90 1,6	110 2,0	138 2,5	200 3,6	315 5,7
	30	12 1,0	18 1,5	20 1,6	23 1,9	25 2,0	32 2,6	34 2,8	38 3,1	65 5,4	130 10,8
26.	0	145 1,0	170 1,1	195 1,3	220 1,5	250 1,7	330 2,2	410 2,8	590 4,0	830 5,7	1560 10,7
$FeCl_3$	13	100 1,0	110	130	155	170	205	255	330	480	780
m	18	70 1,0	75 1,0	80 1,1	90 1,2	100 1,4	120 1,7	135 1,9	150 2,1	360 5,1	570 8,1
	30	34 1,0	35 1,0	37 1,1	41 1,2	46 1,3	54 1,5	67 1,9	100 2,9	120 3,5	210 6,1
27.	0	225 1,0	250 1,1	300 1,3	360 1,6	420 1,8	540 2,4	630 2,8	900 4,0	1800 8,0	—
$CaCl_2$	13	120 1,0	135 1,1	145 1,2	160 1,3	180 1,5	195 1,6	300 2,5	510 4,2	660 5,5	—
(wasserreich)	18	73 1,0	80 1,1	100 1,3	120 1,6	138 1,8	155 2,1	180 2,4	255 3,4	510 6,9	1200 16,4
m	30	30 1,0	45 1,5	53 1,7	55 1,8	66 2,2	73 2,4	82 2,7	90 3,0	210 7,0	430 14,3
28.	13	95 1,0	100 1,0	105 1,1	110 1,1	120 1,2	140 1,4	165 1,7	200 2,1	270 2,8	420 4,4
$(NH_4)_2SO_4$	18	80 1,0	84 1,0	87 1,1	94 1,2	107 1,3	117 1,4	136 1,7	150 1,8	250 3,1	390 4,8
m	30	35 1,0	38 1,1	41 1,2	46 1,3	60 1,7	72 2,0	80 2,2	90 2,5	105 3,0	160 4,5

Tabelle I (Fortsetzung).

Substanz und molare Konzentration	Temp. ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
29.	0	180 1,0	210 1,1	250 1,3	290 1,6	360 2,0	500 2,7	680 3,7	1050 5,8	1680 9,3	—
	13	90 1,0	110 1,2	124 1,3	160 1,7	195 2,1	220 2,4	320 3,5	450 5,0	1080 12,0	—
NaBr	18	75 1,0	90 1,2	105 1,4	125 1,6	140 1,8	175 2,2	220 2,9	300 4,0	520 6,9	2000 26,6
m	30	48 1,0	54 1,1	60 1,2	70 1,4	80 1,6	105 2,1	120 2,5	180 3,7	280 5,8	1560 32,5
30.	0	180 1,0	200 1,1	220 1,2	240 1,3	330 1,8	360 2,0	420 2,3	480 2,6	600 3,3	—
$CuSO_4$	13	180 1,0	200 1,1	220 1,2	240 1,3	265 1,4	295 1,6	320 1,7	405 2,2	1200 6,6	1800 10,0
$+ 5\ H_2O$	18	105 1,0	110 1,0	130 1,2	165 1,5	180 1,7	210 2,0	260 2,4	570 5,4	960 9,1	1500 14,2
m	30	65 1,0	70 1,0	75 1,1	80 1,2	83 1,2	90 1,3	95 1,4	105 1,5	150 2,3	270 4,1
31.	0	120 1,0	140 1,1	160 1,3	180 1,5	210 1,7	240 2,0	270 2,2	290 2,4	350 2,9	510 4,2
$(NH_4)_2HPO_4$	13	110 1,0	120 1,1	135 1,2	150 1,3	160 1,4	180 1,6	210 1,9	270 2,4	345 3,1	—
m	18	110 1,0	120 1,1	135 1,2	150 1,3	160 1,4	177 1,6	210 1,9	255 2,3	340 3,0	480 4,3
	30	37 1,0	39 1,0	42 1,1	46 1,2	50 1,3	52 1,4	54 1,4	56 1,5	59 1,6	90 2,4
32.	0	225 1,0	240 1,0	270	300 1,3	360 1,6	540 2,4	660 2,9	960 4,2	1320 5,8	—
$NaHCO_3$	13	165 1,0	180 1,1	195 1,1	220 1,3	260 1,5	280 1,7	340 2,0	420 2,5	720 4,3	—
m	18	150 1,0	160 1,0	170 1,1	177 1,2	185 1,2	200 1,3	225 1,5	400 2,6	840 5,6	—
	30	60 1,0	70 1,1	85 1,4	105 1,7	135 2,2	160 2,6	190 3,1	280 4,6	420 7,0	—
33	0	280 1,0	300 1,1	320 1,1	350 1,2	380 1,3	415 1,4	450 1,6	540 1,9	960 3,4	—
$MgCl_2$	13	180 1,0	195 1,1	210 1,1	225 1,2	250 1,3	290 1,6	360 2,0	430 2,3	540 3,0	—
m	18	165 1,0	173 1,0	195 1,1	212 1,2	225 1,3	250 1,5	270 1,6	320 1,9	435 2,6	1800 10,9
	30	73 1,0	76 1,0	95 1,3	115 1,5	137 1,8	160 2,1	195 2,6	220 3,0	330 4,5	960 13,1
34.	0	480 1,0	500 1,0	530 1,1	590 1,2	720 1,5	960 2,0	1260 2,6	1560 3,2	2160 4,7	—
$Na_2S_2O_3$	13	330 1,0	450 1,3	495 1,4	540 1,6	585 1,7	630 1,9	690 2,1	900 2,7	1080 3,2	—
m	18	195 1,0	225 1,1	260 1,3	315 1,6	360 1,8	420 2,1	490 2,5	590 3,0	820 4,2	3600 18,4
	30	112 1,0	137 1,2	150 1,3	170 1,5	200 1,7	220 1,9	235 2,1	265 2,3	420 3,7	1020 9,1
35.	0	840 1,0	960 1,1	1080 1,2	1200 1,4	—	—	—	—	—	—
Na_2SO_3	18	270 1,0	285 1,0	330 1,2	375 1,4	420 1,5	460 1,7	540 2,0	720 2,6	900 3,3	1800 6,6
m	30	115 1,0	124 1,0	128 1,2	133 1,1	150 1,3	160 1,4	190 1,6	230 2,0	265 2,3	330 2,8
36.	13	420 1,0	500 1,2	540 1,3	600 1,4	680 1,6	780 1,8	900 2,1	1080 2,5	1440 3,4	—
$ZnSO_4$	18	340 1,0	360 1,0	385 1,1	410 1,2	465 1,3	540 1,5	660 1,9	800 2,3	1140 3,3	—
m	30	195 1,0	200 1,0	230 1,1	250 1,2	280 1,4	310 1,6	380 1,9	420 2,1	—	—

37.	13	510 1,0	570 1,1	630 1,2	690 1,3	795 1,5	900 1,7	1050 2,0	1250 2,4	2880 5,6	∞
Na_2HPO_4	18	375 1,0	420 1,1	480 1,2	540 1,4	620 1,6	710 1,9	900 2,4	1140 3,0	1620 4,3	∞
m	30	155 1,0	160 1,0	180 1,1	200 1,3	220 1,4	250 1,6	270 1,7	410 2,6	600 3,8	—
38.	0	1200 1,0	1320 1,1	1440 1,2	1620 1,3	—	—	—	—	—	—
	13	540 1,0	600 1,1	660 1,2	750 1,3	840 1,5	900 1,6	960 1,7	2040 3,7	—	—
$MgSO_4$	18	450 1,0	540 1,2	560 1,2	600 1,3	660 1,4	750 1,6	860 1,8	1440 3,2	2220 4,9	—
m	30	215 1,0	230 1,0	260 1,2	300 1,4	360 1,6	460 2,1	840 3,9	1200 5,5	—	—
39.	0	1080 1,0	1200 1,1	1320 1,2	1440 1,3	1620 1,5	—	—	—	—	—
	13	540 1,0	620 1,1	720 1,3	810 1,5	900 1,6	1140 2,1	1380 2,5	—	—	—
$FeSO_4$	18	460 1,0	480 1,1	530 1,1	600 1,3	780 1,6	930 2,0	1020 2,2	1320 2,8	—	—
m	30	250 1,0	270 1,0	300 1,2	340 1,3	380 1,5	420 1,6	470 1,8	570 2,2	720 2,8	—
40.	0	135 1,0	200 1,4	230 1,7	255 1,8	300 2,2	360 2,6	440 3,2	570 4,2	660 4,8	900 6,6
	13	75 1,0	80 1,0	90 1,2	105 1,4	120 1,6	140 1,8	170 2,2	200 2,6	260 3,4	480 6,4
Chloralhydrat	18	45 1,0	50 1,1	60 1,3	70 1,5	95 2,1	120 2,6	140 3,1	150 3,3	200 4,4	368 8,0
m	30	25 1,0	28 1,1	30 1,2	34 1,3	37 1,4	45 1,8	50 2,0	60 2,4	75 3,0	100 4,0
41.	0	420 1,0	480 1,1	560 1,3	620 1,4	700 1,6	750 1,7	840 2,0	1140 2,7	1380 3,4	2400 5,7
Salizylsaur. Natr.	13	360 1,0	420 1,1	480 1,3	525 1,4	620 1,7	690 1,9	840 2,3	1380 3,8	—	—
m	18	270 1,0	310 1,1	330 1,2	390 1,4	465 1,7	570 2,1	720 2,6	1140 4,2	—	—
$\frac{}{2}$	30	100 1,0	120	140	150	160	210	255	390	600	—
42.	13	200 1,0	215 1,1	240 1,2	270 1,3	320 1,6	370 1,8	420 2,1	575 2,8	1200 6,0	—
Natriumformiat	18	150 1,0	160 1,0	175 1,1	190 1,2	225 1,5	260 1,7	300 2,0	450 3,0	840 5,6	—
m	30	45 1,0	55 1,2	65 1,4	80 1,6	90 1,7	100 2,2	150 3,3	210 4,6	280 6,2	840 18,7
43.	0	70 1,0	85 1,2	90 1,3	105 1,5	135 1,9	165 2,3	190 2,7	280 4,0	340 4,8	420 6,0
Äthylalkohol	18	60 1,0	65 1,1	70 1,1	90 1,5	120 2,0	140 2,3	160 2,6	200 3,3	345 5,7	—
3 m											
44.	13	300 1,0	340 1,1	380 1,2	420 1,4	480 1,6	540 1,8	640 2,1	780 2,6	1260 4,2	—
Bernsteinsaur.Natr.	18	240 1,0	270 1,1	295 1,2	325 1,3	350 1,4	400 1,6	480 2,0	720 3,0	1140 4,7	—
m	30	95 1,0	105 1,1	115 1,2	135 1,4	155 1,6	195 2,0	250 2,6	325 3,5	480 5,0	—
45.	13	190 1,0	210 1,1	240 1,2	300 1,6	410 2,1	480 2,5	600 3,6	—	—	—
Glyzerin	18	165 1,0	210 1,2	260 1,5	300 1,8	360 2,1	480 2,9	660 5,2	1800 10,9	3000 12,1	—
3 m	30	105 1,0	120 1,1	135 1,3	150 1,4	180 1,7	220 2,1	310 2,9	780 7,4	1500 14,3	—

I. Konzentration und Giftigkeit.

1. Die Giftigkeitsreihenfolge der Stoffe, die Form der Konzentrationsgiftigkeitskurve und ihre Abhängigkeit vom absoluten Giftigkeitsgrade der Substanz.

Vorstehende Haupttabelle I stellt die Gesamtergebnisse der Messungen der ersten Versuchsreihe dar, bei der der Einfluss der Temperatur auf die konzentrationsbedingte Lebensdauer im Vordergrund des Interesses stand. Bei den einzelnen Substanzen ist die Konzentration in Molenbruchteilen angegeben, die Vertikalkolonnen stellen in absteigender Reihe die Lebensdauer für die Verdünnungen 1,0—0,1 der Ausgangslösung dar. Die Werte für die Versuchstemperatur 0° C. sind aus früher angegebenen Gründen in dieser Tabelle absolut zu niedrig und werden deshalb nicht berücksichtigt. Die Temperatur 30° C. ist genauer 30,5, nur der Kürze halber wurde 30° C. geschrieben. Sämtliche grossgedruckten Zahlen der Tabelle geben die Lebensdauer in Sekunden an (T). Die kleinen, rechtsstehenden Zahlen sind die relativen (reduzierten) Lebensdauern, wenn die bei der Konzentration 1,0 als Einheit gesetzt wird. Diese Zahlen veranschaulichen also die relative Zunahme der Lebensdauer bei abnehmender Konzentration, unabhängig von der absoluten Giftigkeit der Untersuchungssubstanz, so dass also hinsichtlich der „reduzierten" Lebensdauern alle Stoffe unmittelbar in ihrem Konzentrationseinfluss auf die Giftigkeit vergleichbar sind.

Die Gesamttabelle zerfällt in drei Teile, deren erster die Säuren, der zweite die anorganischen Salze, der dritte einige organische Salze und Alkohole umfasst. In jeder dieser drei Gruppen sind die Stoffe unter sich nach ihrer Giftigkeit bei gleicher Temperatur und molarer Konzentration angeordnet. Jene Salze, die in abweichender Konzentration in der Ausgangslösung verwendet wurden, wurden so eingereiht, als ob ihre Konzentration gleich der der anderen Stoffe wäre, was leicht möglich ist, denn zum Beispiel Sublimat, dessen stärkste Konzentration $^1/_{10}$ Mol. beträgt muss offenbar mit der Lebensdauer bei dieser Konzentration, die in der ersten Vertikalreihe (1,0) steht, mit der Lebensdauer in der zehnten Reihe (0,1) von Salzen verglichen werden, deren Ausgangskonzentration (1,0) die molare ist. Diese Reihenfolge der Stoffe kann jedoch nur für ein bestimmtes Konzentrationsgebiet eindeutig festgestellt werden (zugrunde gelegt wurden die hohen Konzentrationen), da, wie wir

sehen werden, die Verdünnung die Giftigkeitsreihenfolge nicht unbeträchtlich zu verschieben imstande ist.

Zunächst kurz einiges über die bekannte Anionen- und Kationenreihe bei den hohen Konzentrationen, soweit sie gut aus den ja nicht speziell hierzu angestellten Untersuchungsergebnissen erkennbar ist.

Für die Na-Salze gilt etwa folgende Anionenreihe[1]) in absteigender Giftigkeit:

OH, NO_2, CO_3, NO_3[2]), Br, Cl, HCO_3, SO_4, S_2O_3, HPO_4.

Die entsprechende Reihenfolge findet man, soweit die Salze untersucht wurden, bei den Anionen von K, NH_4, Fe, Mg. Die Kationenreihe ist für die einwertigen: $K > NH_4 > Na$. Die mehrwertigen zeigen in abnehmender Giftigkeit etwa die Reihe:

(für das Sulfat als Anion) Cu, CO, Zn, Mg, Fe^{++}
(„ „ Chlorid „ „) Ba, Fe^{+++}, Ca, Mg.

Was die Giftigkeitsreihenfolge der Säuren betrifft, so ist schon durch Barrat[3]) gezeigt worden, dass die organischen Säuren insofern eine Ausnahmestellung den anorganischen gegenüber zeigen, als sie eine entsprechend ihrer sehr kleinen Dissoziationskonstante (und die H^+-Konzentration ist doch sonst bei den Säuren offenbar das spezifisch wirksame) viel zu grosse Giftigkeit haben, die sogar die der hochdissoziierten Salzsäure übertrifft, wie auch meine Versuche gut zeigen. Nach Overton[4]) erklärt sich dieses auffallende Verhalten dadurch, dass die organischen Säuren die Plasmahaut als undissoziierte Moleküle permeieren, während die stärkeren Mineralsäuren die Plasmahaut entsprechend ihrem Gehalt an H-Ionen einfach zerstören und auf solche Weise erst tödlich wirken, ganz ähnlich, wie ja auch offenbar das Verhalten von starken und schwachen Basen aufzufassen ist[5]).

Um den Einfluss der Konzentration auf die Giftigkeit

---

1) Bezüglich Theorie und Literatur dieser Reihen vgl. R. Höber, Physik. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe, 4. Aufl. Leipzig 1914.

2) Die Stelle dieses Ions ist mit Hilfe der K-Salze bestimmt.

3) J. O. W. Barrat, Die Wirkung von Säuren und Basen auf lebende Paramäcien. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4 S. 438. — Vgl. auch J. Loeb, Pflüger's Arch. Bd. 69 S. 1 u. Bd. 71 S. 457, sowie Handb. d. Biochem. d. Menschen Bd. 2 (1. Teil) S. 109.

4) Pflüger's Arch. Bd. 92 S. 115. 1902.

5) Vgl. darüber die Zusammenstellung bei Höber, l. c. S. 479 ff.

rechnerisch darzustellen, hat sich bekanntlich Wo. Ostwald[1]) als erster in sehr erfolgreicher Weise der Adsorptionsisotherme in der natürlich entsprechend veränderten Form $\frac{1}{T} = K \cdot c^m$ bedient. Hier bedeutet $\frac{1}{T}$ die reziproke Lebensdauer, also die Giftigkeit, c die Konzentration, K und m sind Konstante. Logarithmiert man diese Gleichung, so geht sie über in die Gleichung einer Geraden, und diese Tatsache kann man nun benutzen, um an einem gegebenen Zahlenmaterial überhaupt erst einmal auf konstruktivem Wege zu entscheiden, ob die Gleichung für das Geschehen anwendbar ist. Später[2]) hat dann Ostwald auf Grund theoretischer Erwägungen, auf die wir später noch zurückkommen, eine Modifikation der Gleichung vorgenommen in $\frac{1}{T} = K\,(c—n)^m$, worin n die physiologisch optimale Salzkonzentration im normalen Lebensmedium der Tiere bedeutet, die naturgemäss von der absoluten Konzentration in den Experimenten abgezogen werden muss. Durch diese Gleichung haben sich besonders die Messungen in Seewasser, als giftigem Medium, vollständig exakt darstellen lassen.

Ich habe die Konzentrationsgiftigkeitskurven für sämtliche untersuchte Stoffe und die drei Temperaturen konstruiert und gebe davon auf Tafel III und IV eine Auswahl besonders charakteristischer und typischer Kurven[3]). Schon ein flüchtiger Überblick lässt die Kurven

---

1) Wo. Ostwald, Die Giftigkeit des Seewassers für Süsswassertiere (Gammarus). Pflüger's Arch. Bd. 120. 1907. — Vgl. auch A. Dernoscheck, Studien über die Giftigkeit des Seewassers für Süsswassertiere. Pflüger's Arch. Bd. 143. 1911. Auch anderweitig sind Ostwald's Befunde bestätigt worden, so z. B. von H. Chick (Journ. of Hygien. vol. 8. 1908) für Bakterien, von Blackmann u. N. Darwin (Brit. Assoc. 1908) für höhere Pflanzen, von Harey (Ann. of Bot. vol. 23. 1909) für Chlamydomonas, von Herzog u. Bretzel (Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 74. 1911) für Hefe (zit. nach Czapek, Biochem. Bd. 1, 2. Aufl.; vgl. auch Paul, Birnstein u. Reuss, Biochem. Zeitschr. Bd. 29. 1910.

2) Wo. Ostwald u. A. Dernoscheck, Über die Beziehungen zwischen Adsorption und Giftigkeit. Koll.-Zeitschr. Bd. 6. 1910.

3) Die Kurven für die verschiedenen Temperaturen sind der Deutlichkeit halber auf übereinanderliegenden Abszissen gezeichnet, so dass also nur die relativen Werte zur Darstellung kommen. Die dicke Kurve ist die Lebensdauer-Konzentrationsbeziehung. Die dünne (diese ist nur für einige Temperaturen gezeichnet) stellt die Beziehung zwischen log der Konzentration und log der Lebensdauer dar. Die zwei anderen Kurven sind von

auf Grund ihrer spezifischen Form in zwei Hauptklassen einteilen: solche von gleichmässig gebogenem Verlaufe, also mit sehr gleichmässiger Giftigkeitszunahme, wie zum Beispiel die Kurven von CrO_3, Na Br (bei 13° C.), Natriumsalizylat, $Na_2 CO_3$ (bei 18° C.), Natriumformiat (bei 30° C.), und andererseits solche mit bei hoher Konzentration sehr langsamer Giftigkeitsabnahme, die jedoch innerhalb weniger Konzentrationseinheiten darauf ziemlich plötzlich ausserordentlich stark ansteigt, so dass also die Lebensdauerkurve einen stark geknickten Verlauf nimmt, wie zum Beispiel bei $MgCl_2$, $CuSO_4$, HCOOH. Es zeigt sich nun, dass die Kurven von letzterem Charakter, wenn man die Lebensdauer und Konzentration logarithmiert, eine von der Geraden viel stärkere Abweichung geben als die ersteren, welche ziemlich geraden Verlauf erkennen lassen. Zur Erklärung dieser typischen Kurvenunterschiede, die natürlich durch mannigfache Übergänge verbunden sind, muss ich etwas weiter ausholen.

In einer seiner Arbeiten[1]) hat es sich Wo. Ostwald zur Aufgabe gemacht, auf Grund der Giftigkeitsuntersuchungen der Seewasserkomponenten einzeln und in Kombination auf synthetischem Wege physiologisch aquilibrierte Salzlösungen herzustellen[2]). Es zeigte sich nun, dass die Konzentrationslebensdauerkurven von Gammarus in reiner NaCl-Lösung verschiedener Konzentration einerseits und in van t'Hoff'scher Lösung bzw. Seewasser verschiedener Konzentration andererseits stark verschiedene Gestalt aufweisen — ein Umstand, auf den mir Ostwald nicht genügend hingewiesen zu haben scheint. Reine NaCl-Lösungen zeigen nämlich bei abnehmender Konzentration eine gleichmässig zunehmende Lebensdauer, etwa ähnlich mit meiner Kurve für CrO_3 (Tafel Nr. 1), binäre, also teilweise aquilibrierte, minder giftige Mischungen von Seewasser-

---

nebensächlichem Interesse. Die Strichkurve zeigt die Verhältnisse, wenn man die Lebensdauer allein, ohne die Konzentration logarithmiert, die Strichpunktkurve, wenn man die Lebensdauer zweimal logaritbmiert, wieder ohne die Konzentration zu logarithmieren. Man sieht, dass bei den stark geknickten Kurven keine der drei Beziehungen ein befriedigendes Resultat ergibt. Jedoch stellt die logarithmierte Adsorptionsisotherme die Verhältnisse auch in diesen Fällen immer noch am besten dar.

1) Pflüger's Arch. Bd. 106.

2) Zur Theorie der Äquilibrierung vgl. Höber, l. c. S. 521 ff. — J. Loeb, Handb. d. Biochem. v. Oppenheimer Bd. 2 T. 1 S. 110 ff. — Eingehende Literatur bei T. Br. Robertson, Ergebn. d. Physiol. Bd. 10.

komponenten zeigen dementsprechend schon einen etwas steileren Verlauf bei Konzentrationsabnahme. Bei ternären ist das noch deutlicher, bei quaternären noch ausgeprägter, bis endlich bei der van t'Hoff'schen Lösung bei einer gewissen Konzentrationsabnahme eine scharfe, sprunghafte, ausserordentlich starke Vergrösserung der Lebensdauer stattfindet. Sehr lehrreich ist diesbezüglich die Tafel VI der Ostwald'schen Arbeit, auf der vier bzw. fünf Hauptstufen dieser zunehmenden Synthese aquilibrierter Lösungen nebeneinandergestellt sind. Bei reiner NaCl-Lösung finden wir gleichmässige und mit geringer Krümmung in grossem Bogen verlaufende Lebensdauerkurve, wie in meinen Versuchen bei den Stoffen CrO_3, Chloralhydrat (bei 13° C.), HCOOH, Natriumsalizylat. Der zunehmenden Entgiftung in binären und ternären Lösungen geht eine immer stärkere und unvermitteltere Kurvenkrümmung parallel, bis bei der van t'Hoff-schen Lösung beide Kurvenschenkel fast senkrecht aufeinanderstehen, ähnlich, wie es meine Kurven für Na_2HPO_4, $MgCl_2$ zeigen. Wir können also in gewissem Gegensatz zur reinen NaCl-Lösung bei der van t'Hoff'schen Lösung und dem Meerwasser verschiedener Konzentration geradezu von einer kritischen Konzentration — einen Ausdruck, den auch Dernoscheck[1]) braucht — sprechen, und nach Ostwald „gibt es ... eine kritische Konzentration der Aussenlösung, bei welcher die vorher kaum nachweisbare Giftwirkung hypertonischer Salzlösungen einen ganz ausserordentlich schnellen Zuwachs erreicht". Aber eben auf die graduellen Unterschiede dieses raschen Zuwachses scheint mir Ostwald nicht genügend hinzuweisen. Ich glaube nämlich, dass eben dieser so verschiedene Grad der absoluten Giftigkeit von NaCl-Lösungen und Seewasser gleicher Konzentration der Grund dieser verschiedenen Kurvengestalt ist oder besser uns auf den Grund aufmerksam macht. Die van t'Hoff'sche Lösung als vollkommen physiologisch aquilibriertes Salzgemisch, bei der also, möge man was immer für eine Theorie der „Entgiftung" anerkennen, jedenfalls die verschiedenen Ionen sich gegenseitig in ihrer schädlichen Wirkung auf das Plasma hemmen, wirkt in den von Ostwald verwendeten, stark hypertonischen Lösungen offenbar eben wegen ihrer geringen spezifischen Giftigkeit überhaupt nur durch ihren osmotischen Druck, mithin durch ihre Konzentration, sei es auf was immer für eine Weise, tötend. Ist aber die Konzentration bzw. bestimmte Hyper-

1) Pflüger's Arch. Bd. 143. 1911.

tonie das maassgebende, bzw. wirkt die van t'Hoff'sche Lösung überhaupt erst dadurch nach relativ kurzer Zeit tötend, dass sie in so starker Konzentration einwirkt, so ist klar, dass bei einer gewissen Konzentrationsverminderung derjenige Punkt erreicht werden muss, wo Konzentration und osmotischer Druck überhaupt relativ zu gering werden, um eine einigermaassen schnelle Wirkung auf die Zellen auszuüben, weil eben die Widerstandsfähigkeit gegen den osmotischen Druck der Umgebungsflüssigkeit eine gewisse kritische Zone der Konzentration besitzt, innerhalb der die bis dahin einigermaassen grosse und widerstandsfähige Resistenz und Unempfindlichkeit des Plasmas bei weiterer Konzentrationssteigerung an die Grenze ihrer möglichen Resistenz gelangt, wo dann, natürlich sprunghaft rasch, sich eine Zunahme der Giftigkeit mit Konzentrationssteigerung ergeben muss. Das Plasma verhält sich nicht unähnlich einem festen, mehr minder elastischen Körper im Gebiete seiner Elastizitäts- und Zerreissungsgrenze. Hier spielt also die begrenzte, bei gewisser Konzentration sehr rasch abnehmende Plasmaresistenz eine bestimmende Rolle. Ganz anders bei den im engeren Sinne giftigen Lösungen, die — die einen mehr, die anderen weniger — dank der spezifischen Giftigkeit ihrer Ionen auf das Plasma einwirken, wobei natürlich eine kritische Konzentration, bedingt durch begrenzte Plasmaresistenz, überhaupt nicht in Frage kommt; rein physikochemische Prozesse einfacherer Art beherrschen hier die Kurvengestalt.

Es ist nun klar, dass ich auf ähnliche Weise auch die verschiedenen Kurvenformen meiner Untersuchungen einigermaassen erklären möchte, indem ich mir wohl bewusst bin, dadurch nur in einseitiger Weise gewisse Momente, die hier mehr, dort weniger im Vordergrund stehen, unterstrichen zu haben [1]). Stark und spezifisch dank ihrer Konstitution giftige Substanzen, wie $HgCl_2$, $NaNO_2$, CrO_3 zum Beispiel besitzen dieser Auffassung entsprechend eine langsam und gleichmässig aufsteigende Lebensdauerkurve. Diese Lösungen wirken jedenfalls — schon in Anbetracht der geringen Konzentration von $HgCl_2$ — nicht osmotisch, sondern der schnellere und wirksamere

---

1) Ich selbst wurde leider auf diese Verhältnisse zu spät aufmerksam, so dass ich die van t'Hoff'sche Lösung nicht untersuchte, um somit einer wirklich, im spezifischen Sinne fast ungiftigen Lösung die Bestätigung für obige Beziehungen in einwandfreiester Weise zu erbringen. Jedoch liegt diese Deutung wohl auch schon nach Ostwald's Befunden nicht ferne.

Vorgang ist jedenfalls ein chemischer. Hingegen ist der Kurvenverlauf von $MgCl_2$, Na_2HPO_4 usw. ein sehr stark geknickter, also mit ausgesprochener kritischer Konzentration. Diese Stoffe sind, dementsprechend verglichen mit den übrigen untersuchten Stoffen, von geringster Giftigkeit, und demgemäss ist in Anbetracht der hohen Konzentration der osmotische Druck bzw. die Konzentration in ihrer Wirkung der schnellere und kräftigere Faktor, so dass er die Kurvengestalt bestimmt, oder besser die charakteristische Kurvenkrümmung kommt eben durch das Auftreten der Konzentration als giftigkeitsbestimmender Faktor innerhalb der Konzentrationssteigerung vom kritischen Gebiete aufwärts in Betracht; und eben das Auftreten dieses neuen Faktors durch den Umstand der begrenzten Widerstandsfähigkeit des Plasmas bzw. der bei gewisser Konzentration rapiden Abnahme derselben bedingt eben die Kurvenkrümmung. Bei diesen minder giftigen Stoffen wird offenbar ihre spezifische Wirkung, die in mehr kontinuierlicher Weise mit der Konzentration zunimmt, bei höherer Konzentration, vom kritischen Gebiet ab, vom osmotischen Druck usw. ganz verdeckt und in den Hintergrund gedrängt, woraus sich auch bei weiterer Konzentrationszunahme nur sehr geringe weitere Lebensdauerabnahme erklärt, da bei grosser Hypertonie ein kleines Mehr oder Weniger nichts vermag.

Dieses Zurückdrängen der spezifischen Substanzwirkung durch die Konzentrationswirkung hoch konzentrierter Lösungen, die besonders schön bei an sich geringerer spezifischer Giftwirkung auftritt, veranschaulichen gut die Experimente von Kříženecký[1]). Bestimmt man die Lebensdauer von Enchytraeïden (Anneliden) in absolut konzentrierten Lösungen von NaCl, $MgCl_2$, $MgSO_4$, KCl, NaBr, K_2SO_4, so zeigt sich, dass die Lebensdauer in den verschiedenen Stoffen nicht der perzentuellen Konzentration, wohl aber der molaren umgekehrt proportional ist, und zwar nimmt sie beiläufig in Hyperbelform ab. Hier ist also offenbar die spezifische Giftwirkung ganz durch die Wirkung des enorm hohen osmotischen Druckes in den Hintergrund gedrängt, der als schnellster und wirksamster Faktor die Lebensdauer allein bestimmt[2]). Nur $MgSO_4$ (und in geringem Grade $MgCl_2$) ver-

1) J. Kříženecký, Beitrag zum Studium der Bedeutung osmotischer Verhältnisse des Mediums für Organismen. Pflüger's Arch. Bd. 163.

2) Es gilt also auch für die Giftwirkung in gewisser Beziehung das Prinzip des „limiting factors" (Blackmann), nur dass hier nicht der langsamste, sondern der schnellste und wirksamste Faktor den absoluten Grad der Giftigkeit bestimmt.

hält sich abweichend, insofern seine absolut konzentrierte Lösung eine ihrer Molarkonzentration entsprechend viel zu geringe Giftigkeit äussert[1]). Es ist also in gewisser Beziehung, besonders bei gewissen Stoffen und in bestimmtem Konzentrationsbereich eine osmotische Theorie der Giftwirkung berechtigt, bzw. sie muss herangezogen werden, um die Kurveneigentümlichkeiten zu erklären, die offenbar durch das Neuauftreten eines bestimmenden Faktors charakterisiert sind. Dass daneben noch viele andere in Betracht kommen, und dass die Konzentrationsgiftigkeitskurve in ihren Eigenheiten von Substanz zu Substanz das Resultat komplizierterer Kombinationswirkungen sein kann, ist natürlich klar[2]).

2. Veränderungen in der Giftigkeitsreihenfolge der untersuchten Substanzen infolge der Verschiedenheit ihrer Konzentrationsgiftigkeitsquotienten.

Wir haben früher die Konzentrations-Lebensdauerkurven verschiedener Stoffe miteinander verglichen und so spezifische Unterschiede konstatiert, wobei wir das Hauptgewicht auf die verschiedene Form des Kurvenanstieges legten. Nun wollen wir weniger auf die Form im einzelnen, sondern darauf achten, um wieviel von den hohen zu den niederen Konzentrationen die Lebensdauer bei den einzelnen Substanzen zunimmt. Zu diesem Zwecke können wir entweder die sogenannten reduzierten Lebensdauern der Tabelle I bei den niederen Konzentrationen vergleichen, die uns ein Maass der Giftigkeitsabnahme bieten, oder um mehr mittlere Werte der Lebensdauerzunahme zu erhalten, stellen wir den mittleren Wert der Lebensdauer bei den Konzentrationen 1,0—0,7 dem bei den Konzentrationen

1) Kříženecký vermag sich dieses Verhalten nicht zu erklären. Wie ich jedoch dem Werke von Höber (l. c. S. 547) entnehme, hat $MgSO_4$ einen seiner Konzentration nach auffallend niederen osmotischen Druck, fast so, als ob es ein Nichtelektrolyt wäre (was jedoch nicht der Fall ist), offenbar weil Doppelmoleküle und sehr geringe Dissoziation vorliegt. Überhaupt nehmen die Mg-Salze innerhalb der Alkali- und Erdalkalisalze in ihrer Dissoziation eine eigene Stellung ein und können in gewissem Sinne einen Platz für sich einnehmen.

2) Dass zum Beispiel auch der perzentuelle Gehalt an dissoziierten Ionen in Betracht kommt, der bei hoher Konzentration stark zurückgehen kann, zeigt die Arbeit von N. Arcichovskij, Biochem. Wirkungen höchst konzentrierter Lösungen. (Biochem. Zeitschr. Bd. 50.) Formaldehyd, $Ag(NO_3)_2$, H_2SO_4 entfalten in höchst konzentrierten und ganz schwachen Lösungen dieselbe geringe Giftigkeit auf Erbsensamen.

0,4—0,1 gegenüber. Wir erhalten so einen relativen Wert für die mittlere Lebensdauerzunahme zwischen den hohen und niederen Konzentrationen. Das ist für eine ausgewählte Reihe Stoffe in nachfolgender Tabelle II geschehen. Sämtliche Messungen sind bei 18° C. gemacht. In der ersten Vertikalkolonne (I) sind die Stoffe ihrer mittleren Lebensdauer (T in Sekunden) zwischen 1,0—0,7 Konzentration in aufsteigender Reihenfolge geordnet, in der zweiten (II) für die Konzentrationen 0,4—0,1, in der dritten Hauptkolonne (III) sind die Stoffe nach ihrer Giftigkeit bei der grössten Verdünnung (0,1) geordnet, so dass uns also die drei Stäbe einen Überblick über die Lebensdauer zwischen hohen, niederen und der niedersten Konzentration geben. In der letzten Vertikalreihe sind aus der mittleren Lebensdauer für Konzentration 0,4—0,1 und Konzentration

Tabelle II.

Vergleich der Lebensdauer (T, bei 18° C.) **bei hoher und niederer Konzentration** (Konzentration 1,0 = molar) **und die Quotienten der Giftigkeitsabnahme bei Verdünnung.**

I. Konzentration 1,0—0,7		II. Konzentration 0,4—0,1		III. Konzentration 0,1		$\frac{T_{0,4-0,1}}{T_{1,0-0,7}}$
T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	
5,2	KNO_2	20	KNO_2	23	K_2CO_3	1,4
14,2	K_2CO_3	20	K_2CO_3	32	KNO_2	3,8
17,7	$K_2Cr_2O_7$	51,5	$HgCl_2$	80	$HgCl_2$	2,2
18,7	KNO_3	56	$K_2Cr_2O_7$	90	$K_2Cr_2O_7$	3,1
19,5	NaOH [1])	57,2	KNO_3	90	KNO_3	3,0
21	KBr	67	Ferrozyankal.	95	Ferrozyankal.	1,9
23	$HgCl_2$ [1])	67,7	$BaCl_2$	105	$BaCl_2$	2,2
30,2	$BaCl_2$	84,2	KBr	140	Ferrizyankal.	2,0
32,2	NH_4NO_3	91,7	Ferrizyankal.	160	KBr	4,0
34	Ferrozyankal. [1])	112	NH_4Cl	195	NH_4Cl	3,1
35,7	NH_4Cl	127	NaOH	280	$NaNO_2$	2,8
45,2	$Sr(NO_3)_2$	163	$NaNO_2$	315	Na_2CO_3	3,1
45,5	Ferrizyankal. [1])	190	Na_2CO_3	320	NaOH	6,6
57,2	$NaNO_2$	195	NH_4NO_3	390	$(NH_4)_2SO_4$	2,6
60,7	$NaCO_3$	231	$(NH_4)_2SO_4$	420	NH_4NO_3	6,1
78,7	$FeCl_3$	262	$Sr(NO_3)_2$	480	$(NH_4)_2HPO_4$	2,4
86,2	$(NH_4)_2SO_4$	263	NaBr	570	$FeCl_3$	3,8
93,2	$CaCl_2$	303	$FeCl_3$	660	$Si(NO_3)_2$	5,8
98,7	NaBr	321	$(NH_4)_2HPO_4$	1200	$CaCl_2$	5,7
127,5	$CuSO_4$	538	$CaCl_2$	1500	$CuSO_4$	6,4
128,7	$(NH_4)_2HPO_4$	706	$MgCl_2$	1800	$MgCl_2$	3,7
186,2	$MgCl_2$	823	$CuSO_4$	2000	NaBr	2,6
315	$Na_2S_2O_2$	1375	$Na_2S_2O_3$	3600	$Na_2S_2O_3$	4,3

1) Diese Substanzen sind zum Unterschiede von allen anderen in der Ausgangsknzentration (1,0) schwächer als eine molare Lösung (vgl. die Tabelle I).

1,0—0,7 Quotienten gebildet, die uns also ein Maass der mittleren Lebensdauerzunahme ergeben. Für unsere Zwecke an dieser Stelle genügt diese überschlagsmässige Vergleichung.

Aus dieser letzten Rubrik ersehen wir nun ohne weiteres, dass die mittlere Giftigkeitsabnahme gleichkonzentrierter Lösungen bei Verdünnung für die einzelnen Stoffe sehr verschieden ist. So besitzen zum Beispiel NaOH, KBr, NH_4NO_3, $CuSO_4$ usw. eine sehr starke, K_2CO_3, Ferro- und Ferrizyankali, $HgCl_2$ usw. eine sehr geringe Giftigkeitsabnahme. Es ist klar, dass, wenn zwei Salze mit stark verschiedener Abnahme in molarer Lösung (1,0 Konzentration) gleich giftig sind, sie bei Konzentration 0,1 oft ausserordentlich stark diesbezüglich differieren werden. Ja, auch eine Umkehrung der Giftigkeitsreihenfolge zwischen hohen und niederen Konzentrationen ist denkbar und auch realisiert, wie die Tabelle zeigt. Als Beispiel für eine derartige Reihenfolgeverschiebung und Veränderung der relativen Giftigkeit zueinander mögen einige Salze dienen. Ganz Analoges findet man auch für die Temperaturen 30,5° und 13° C.

Bei starker Konzentration verhält sich die Giftigkeit von NH_4NO_3 zu der von $(NH_4)_2HPO_4$ wie 4 : 1, bei niederen Konzentrationen im Mittel wie 1,6 : 1, noch näher kommen sie sich natürlich bei der stärksten Verdünnung (Kolonne III, die keinen Mittelwert darstellt). Der Grund für dieses Verhalten zweier Salze desselben Kations liegt einfach darin, dass die mittlere Giftigkeitsabnahme, wie die letzte Vertikalreihe zeigt, beim Nitrat so ungemein viel stärker als beim Phosphat ist. Infolgedessen verschiebt sich das erstere stark in der Reihenfolge nach unten, das letztere, da es relativ giftiger wird, nach oben.

Noch auffallender ist die Reihenfolge der verschiedenen Ammoniumsalze hinsichtlich ihrer Anionen bei verschiedener Konzentration. So konstatieren wir auf Grund der Tabelle bei hohen Konzentrationen die Reihe NO_3, Cl, SO_4, HPO_4 in absteigender Giftigkeit, bei niederer Konzentration hingegen Cl, NO_3, SO_4, HPO_4, also eine Giftigkeitsverschiebung des Nitrats gegen das Chlorid, bei Konzentration 0,1 ist die Verschiebung noch grösser. Obwohl ich auf diesen vereinzelten Befund kein grosses Gewicht legen will, da speziell, um dieses Problem zu verfolgen, keine ausgedehnten Versuche mit verschiedenen Kationen gemacht wurden, so halte ich doch die Möglichkeit für eventuell oft gegeben und demgemäss diese Verhältnisse für sehr beachtenswert. Es würde sich daraus ergeben, dass die Giftigkeitsab- bzw. -zunahme einzelner Salze desselben Kations bei Verdünnung bzw. Konzentrierung der Lösung eine so stark verschiedene ist,

dass sogar ein Wechsel in der Giftigkeitsreihenfolge auftreten kann. Es ist wahrscheinlich, dass sich diesbezüglich auch die einzelnen Untersuchungsobjekte verschieden verhalten werden. Gewisse Unterschiede in den bisher festgestellten Reihenfolgen bei anderen Forschern scheinen ohnehin auf derartige Einflüsse hinzudeuten.

Im Gegensatz zu diesen extremen Verschiebungen der relativen Giftigkeit der Salze zueinander kommen auch Fälle strenger gegenseitiger Koinzidenz vor. Zum Beispiel bleibt das Giftigkeitsverhältnis von Na NO_2 und Na_2CO_3 bei allen Konzentrationen strenge das gleiche. Offenbar sind neben der spezifischen Empfänglichkeit des Plasmas für verschiedene Konzentrationen, für die verschiedene bzw. gleiche Giftigkeitsabnahme verwandter Salze die Dissoziationsverhältnisse und die Hydrolyse bzw. deren Änderung mit der Konzentration maassgebend.

Auf Grund unserer Tabelle können wir also sagen: Stoffe mit gleichem Konzentrationsgiftigkeitsquotienten, wie er in der letzten Rubrik eingetragen ist, behalten ihr Giftigkeitsverhältnis bei Konzentrationsänderung bei, solche mit mehr minder verschiedenem Quotienten verändern es. $HgCl_2$ zum Beispiel mit äusserst geringem Giftigkeitsquotienten und dementsprechend geringer Giftigkeitsabnahme ist bei hoher Konzentration (I. Kolonne) an siebenter Stelle verglichen mit den anderen Salzen, bei niederer Konzentration (II. Kolonne) aber schon an dritter, weil alle seine Nachbarn stärkere Giftigkeitsabnahme und demgemäss Abrücken in der Zeile zeigen. Dass nicht alle stark giftigen Stoffe nach der Tabelle auch einen kleinen Koeffizienten haben — eine Parallele, die man nach früheren Ausführungen vielleicht vermuten könnte —, kommt wohl daher, dass auch an sich wenig giftige Stoffe doch in der verwendeten hohen Konzentration eben dadurch schon stark giftig wirken müssen. Diese Vortäuschung zu grosser Giftigkeit würde bei Verdünnung sofort erkennbar, indem bei an sich gering spezifisch wirkenden Stoffen oberhalb einer gewissen kritischen Konzentration starke, fast sprunghafte Abnahme der Giftigkeit sich zeigen würde, während an sich stark und spezifisch giftige Stoffe nur langsame und gleichmässige Zunahme der Lebensdauer aufweisen würden, wie ja das früher schon angedeutet wurde. Bezüglich der vielen interessanten Einzelheiten im Giftigkeitsverhältnisse der Salze und seiner Konzentrationsbeeinflussung muss auf die Tabellen verwiesen werden.

II. Temperatur und Giftigkeit.

1. Die Temperaturkoeffizienten der Giftigkeitszunahme und ihre Ursachen.

Über den Einfluss der Temperatur auf die Giftigkeit, besonders von Salzlösungen, sind relativ erst wenige Untersuchungen gemacht worden. Vor allem sind natürlich die Desinfektionsverhältnisse bei Bakterien von diesem Gesichtspunkte aus studiert worden[1]). Jedenfalls aber war es notwendig, ebenso wie bei den Konzentrationsversuchen auch bei den Temperaturexperimenten, einmal eine grössere Reihe von Substanzen zu untersuchen. Das ist zunächst über ein grosses Temperaturbereich nur für je eine Konzentration geschehen, für ein kleineres Intervall bei verschiedener Konzentration sind die Zahlen der Haupttabelle I zu vergleichen.

Die speziellen Temperaturexperimente sind auf nachstehender Haupttabelle III zusammengefasst. Bei den einzelnen Stoffen ist daneben die molare Konzentration der Versuchsflüssigkeit angegeben, die so gewählt wurde, dass sich in jeder Hinsicht gut messbare Lebensdauern ergaben, ohne im allgemeinen allzu stark verschiedene Konzentrationen anzuwenden. Die grossen Zahlen geben die Lebensdauer in Sekunden an *(T)*, die kleineren die auf die Lebensdauer bis 35,5 ° C. als Einheit reduzierte Lebensdauer.

Trägt man die Temperaturen auf der Abszisse, die Lebensdauern auf der Ordinate auf (wozu ich zweckmässigerweise die reduzierten T verwende, um dasselbe Maass anwenden zu können), so erhält man Kurven, wie sie nachfolgend (Fig. 1 a und 1 b) dargestellt sind. Die einzelnen Substanzen sind hier so geordnet und mit Ziffern bezeichnet, dass zuerst die flachsten Kurven, also die mit geringster Temperaturbeeinflussbarkeit, und dann sukzessive immer steilere folgen. Mit Ausnahme der ersten zwei Kurven von $ZnSO_4$ und NaOH, die fast linearen Verlauf nehmen, kann der Verlauf als typisch angesehen werden, dass die Lebensdauer bei niederen Temperaturen rascher sinkt als später, um in manchen Fällen bei den höchsten Temperaturen wiederum stärkere Abnahme zu zeigen. Auf diese Verhältnisse kann erst gelegentlich der Analyse der Temperaturkoeffizienten eingegangen werden. Die Kurven sind der Deutlichkeit halber übereinander gezeichnet.

1) Eine Zusammenstellung der Resultate und Literatur über Temperatur und Giftwirkung findet man in der Monographie von A. Kanitz. Temperatur und Lebensvorgänge. Biochemie in Einzeldarstellungen Bd. 1. 1915.

Tabelle III.

Abhängigkeit der Giftigkeit der Lösungen verschiedener Substanzen von der Temperatur, absolute und rezudierte Lebensdauern[1]).

Nummer	Substanz und molare Konzentration	0° C.	5° C.	13° C.	19° C.	26° C.	30,5° C.	35,5° C.
1	K_2CO_3, 0,1	180 22,5	65 8,12	39 4,8	26 3,2	18 2,2	10 1,2	8 1,0
2	Phenol, 0,01	90 11,2	70 8,7	36 4,5	22 2,7	18 2,2	14 1,7	8 1,0
3	KNO_2, 0,1	120 8,5	(88)	50 3,5	34 2,4	25 1,7	16 1,4	14 1,0
4	Äthylalkohol, 0,5	360 20,0	300 16,6	216 12,0	165 9,1	60 3,3	36 2,0	18 1,0
5	$BaCl_2$, 0,1	510 28,3	(345)	148 8,2	130 7,2	90 5,0	60 3,3	18 1,0
6	KNO_3, 0,1	360 15,6	110 4,7	100 4,3	75 3,2	40 1,7	34 1,4	23 1,0
7	Na_2CO_3, 0,4	420 16,8	360 14,4	200 8,0	110 4,4	60 2,4	34 1,3	25 1,0
8	$Sr(NO_3)_2$, 0,4	270 9,0	170 5,6	100 3,3	90 3,0	60 2,0	47 1,5	30 1,0
9	Chloralhydrat, 0,4	600 20,0	420 14,0	170 5,6	120 4,0	75 2,5	50 1,6	30 1,0
10	HCOOH, 0,04	420 12,7	270 8,1	130 3,9	100 3,0	66 2,0	43 1,3	33 1,0
11	$HgCl_2$, 0,01	330 9,4	180 5,1	110 3,1	95 2,7	70 2,0	40 1,1	35 1,0
12	$CuSO_4$, 0,4	600 12,5	(460)	320 6,6	265 5,5	135 2,8	95 1,9	48 1,0
13	$CaCl_2$, 0,4	840 16,8	540 10,8	300 6,0	195 3,9	110 2,2	66 1,3	50 1,0
14	NH_4Cl, 0,2	540 10,8	300 6,0	190 3,8	135 2,7	105 2,0	68 1,1	50 1,0
15	HCl, 0,03	840 16,8	660 13,2	330 6,6	195 3,9	145 2,9	100 2,0	50 1,0
16	CrO_3, 0,04	1260 25,2	(842)	450 9,0	240 4,8	190 3,8	100 2,0	50 1,0
17	H_2SO_4, 0,05	660 12,0	(478)	240 4,3	205 3,7	150 2,7	75 1,3	55 1,0
18	HCOONa, 0,5	660 10,1	(506)	370 5,6	255 3,9	170 2,6	100 1,5	65 1,0
19	NaCl, 0,4	1260 16,9	660 8,7	360 4,8	285 3,8	170 2,2	105 1,4	75 1,0
20	NaBr, 0,5	600 7,5	390 4,8	220 2,7	175 2,1	125 1,5	105 1,3	80 1,0
21	$MgCl_2$, 0,4	780 8,6	600 6,6	360 4,0	240 2,6	180 2,0	130 1,4	90 1,0
22	NaOH, 0,01	660 5,7	420 3,6	360 3,1	285 2,4	205 1,7	150 1,3	115 1,0
23	Salizylsaures Natrium, 0,4	1200 6,6	(1040)	840 4,6	690 3,8	330 1,8	255 1,4	180 1,0
24	$ZnSO_4$, 0,4	1320 4,4	(1150)	900 3,0	750 2,5	540 1,8	420 1,4	300 1,0

1) Die eingeklammerten Zahlen bei 5° C. wurden nicht direkt beobachtet, sondern nach der Formel berechnet!

Logarithmiert man die Lebensdauer ohne die Temperatur, so erhält man in der Mehrzahl der Fälle eine Kurve, die mit grosser Annäherung eine Gerade ist, wenigstens kann man dieses Resultat

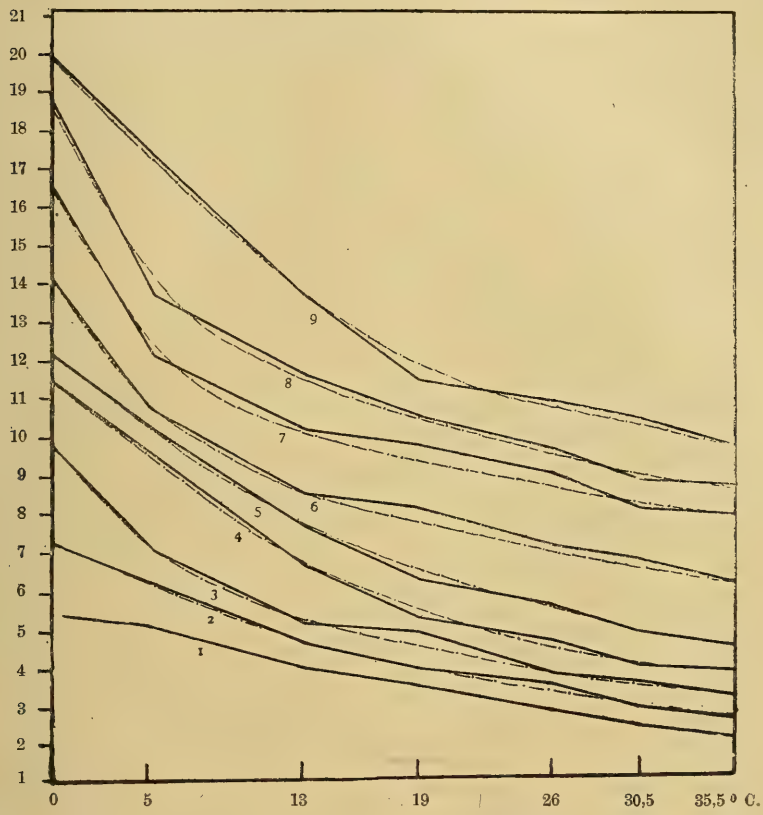


Fig. 1 a. Temperatur und Lebensdauer. (Die Kurven sind der mittleren Grösse ihrer Temperaturkoeffizienten entsprechend geordnet.)

1 $ZnSO_4$, $^4/_{10}$ m. *2* NaOH, $\frac{m}{100}$. *3* NaBr $\frac{m}{2}$. *4* KNO_3, $\frac{m}{10}$. *5* $MgCl_2$, $^2/_5$ m.
6 $Sr(NO_3)_2$, $^2/_5$ m. *7* $HgCl_2$, $\frac{m}{100}$. *8* NH_4Cl, $\frac{m}{5}$. *9* Phenol, $\frac{m}{100}$.

als Grenzfall ansehen. Einige solche Kurven sind auf nachfolgenden Figuren 2 a und 2 b gezeichnet. Es gilt also im Falle der Geraden — dieses ist zum Beispiel bei $CaCl_2$ fast fehlerfrei realisiert (vgl. Fig. 3 S. 640) — offenbar die Temperaturgleichung für die Lebensdauer: $\log T = a_1 t + b$, worin a_1 und b Konstanten, eben die Richtungskonstanten der Geraden sind. Besser jedoch formt man die Gleichung um, indem man das reziproke Verhältnis von T und t unmittelbar

zum Ausdrucke bringt und die Konstante *b* verschwinden lässt, indem man die Grade durch den Koordinatennullpunkt gehen lässt, was man erreicht, wenn man die Lebensdauer bei 0° C. als Einheit setzt,

Fig. 1 b. Temperatur und Lebensdauer. (Die Kurven sind der mittleren Grösse ihrer Temperaturkoeffizienten entsprechend geordnet.)

10 HCOOH, $\frac{m}{100}$. *11* $CaCl_2$, $^2/_5$ m. *12* NaCl, $^2/_5$ m. *13* Chloralhydrat, $^2/_5$ m *14* K_2CO_3, $\frac{m}{10}$. *15* CrO_3, $^2/_{50}$ m. *16* $BaCl_2$, $\frac{m}{10}$.

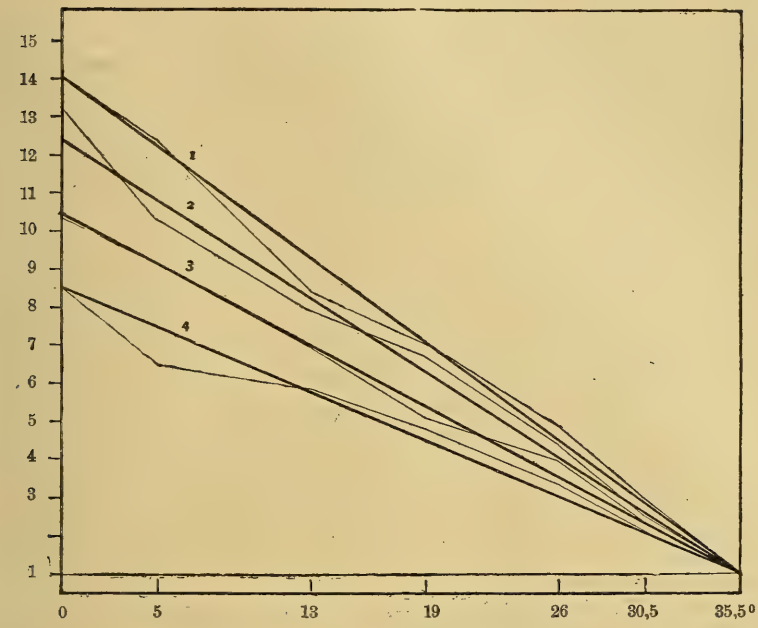


Fig. 2a. Einige Kurven der Fig. 1a und 1b mit logarithmierter Lebensdauer (Ordinate).
1 Chloralhydrat, 0,4 m. *2* NaCl, 0,4 m. *3* $MgCl_2$ 0,4 m. *4* NaOH, 0,01 m.

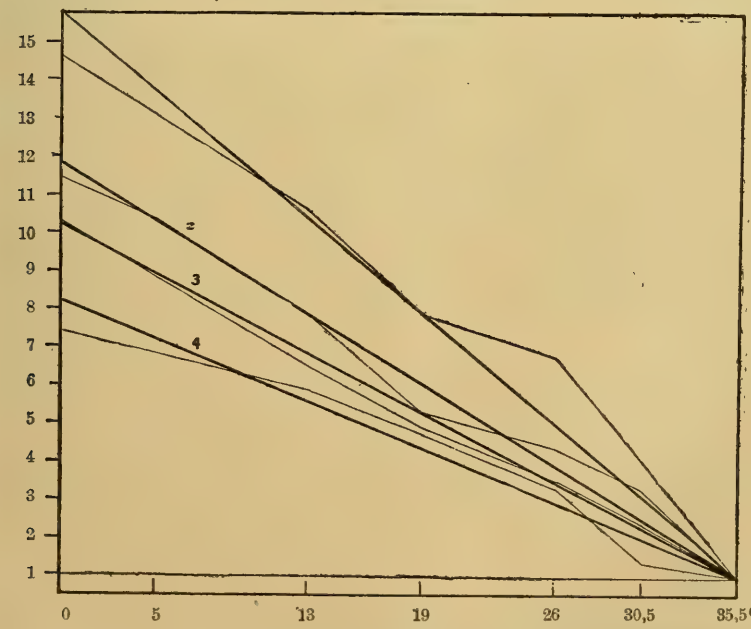


Fig. 2b. Einige Kurven der Fig. 1a und 1b mit logarithmierter Lebensdauer (Ordinate).
1 CrO_3, 0,04 m. *2* Phenol, 0,01 m. *3* KNO_2 0,1 m. *4* $ZnSO_4$ 0,4 m.

womit der log gleich 0 wird. Wir erhalten also log $\frac{T_o}{T_t} = at$ oder $\frac{T_o}{T_t} = 10^{at}$, d. h. die Giftigkeit ist der Temperatur als Exponenten der Basis des Brigg'schen Logarithmus proportional. Dass diese Gleichung für manche Stoffe sehr strenge gültig ist, wurde für $CaCl_2$ schon erwähnt.

Wie ersichtlich, stimmt diese Gleichung in formaler Hinsicht überein mit der für die Geschwindigkeit der Konzentrationsabnahme bei monomolekularen Reaktionen[1]). Setzen wir in unserer Gleichung $t = 0$, so ist $T_o = T_t$; also zu Beginn der verwendeten Temperaturskale (0° C.) ist die Giftigkeit gleich eins, die Gerade geht durch den Nullpunkt; für $T_t = 0$ wird $t = \infty$, d. h. theoretisch erst bei unendlich hohen Temperaturen ist die Lebensdauer Null, die Giftigkeit unendlich. Es ist klar, dass diese Gleichung ungefähr dasselbe besagt, als die zur Berechnung der sogenannten Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) verwendete: log $Q_{10} = \frac{10}{t'-t}$ log $\frac{T_t}{T_{t'}}$; es ist also, wenn ich $t = 0$ setze, $a = \frac{\log Q_{10}}{10}$, es besteht also theoretisch strenge gesetzmässige Beziehung beider Konstanten. Praktisch ist das aber nicht der Fall, denn diese „Konstanten" sind eben bei verschiedenen Temperaturintervallen keine Konstanten, und damit sind unsere Voraussetzungen für die Gleichungen nicht einwandfrei. Unter diesen Umständen machen sich nun die Unterschiede, ob ich die eine oder die andere Formel der Berechnung zugrunde lege — ganz abgesehen davon, dass die beiden Konstanten im Verhältnis von Logarithmus und Numerus stehen —, stark bemerkbar, und zwar aus folgendem Grunde: In der ersten Formel mit der Konstante a bleibt nämlich der Temperaturgrad bzw. die Lebensdauer, auf die ich alle anderen Lebensdauern bei höherer Temperatur beziehe, gemäss unserem Ansatze immer der gleiche, nämlich die Lebensdauer bei 0° C. Die verschiedenen a sind also die Richtungskonstanten der jeweils vom Ausgangspunkt der Kurve (0° C.) bis zu dem betreffenden Punkte gezogenen Geraden. Ich bestimme also a immer für das Temperatur-

1) $Kt = \frac{1}{0{,}4343}$ log $\frac{C}{C-x}$, hier bedeutet t die Zeit, der Bruch vor dem Logarithmus den Umwandlungsfaktor für den *ln*. C bedeutet die Ausgangskonzentration, $C-x$ die Konzentration zur Zeit t.

intervall 0°—5° C., 0°—13° C., 0°—19° C. usw. Bei Berechnung des Q_{10} kann ich zwar auch so verfahren, meistens und unserem Ansatze entsprechend geht man jedoch so vor, dass man diese Konstante für aufeinanderfolgende Temperaturintervalle, als zum Beispiel 0°—5° C., 5°—13° C., 13°—19° C. usw., berechnet. Es ist klar, dass, für den Fall die Kurve nicht strenge der Gleichung gehorcht, sich das viel stärker in der Konstante Q_{10} als in a bemerkbar machen wird, weil Q_{10} jeder Kurvenschwankung viel stärker und ausgeprägter folgt als a, eben weil es nicht auf einen fixen Ausgangspunkt bezogen wurde. Dadurch ist aber zugleich die Möglichkeit gegeben, dass Q_{10} auch zufällige, experimentell bedingte Kurvenunregelmässigkeiten, wie wir sie zum Beispiel bei $CaCl_2$ finden, folgt und einen „Gang" vortäuscht, der wenigstens innerhalb des mittleren Temperaturbereiches sicher nicht vorhanden ist. Hier erweist sich a als zuverlässiger. Zeigt aber sogar a einen deutlichen Gang, so kann man wohl sicher auf typische Veränderungen jenseits von Messungsfehlern schliessen. Im übrigen möge man die beiden Tabellen IV und V vergleichen, deren eine die Konstanten Q_{10}, die andere a enthält. In beiden Fällen wurden die Werte für die Konstanten in der letzten Rubrik, um eine beiläufige Übersicht über den Mittelwert bei den verschiedenen Stoffen zu gestatten, für das ganze Temperaturgebiet gegeben, wobei naturgemäss bei a das arithmetische Mittel aller Werte für a genommen wurde, dieser Wert also die möglichst von allen Schwankungen freie Richtungskonstante der Geraden angibt, die am ehesten mit der logarithmierten Kurve sich deckt. Q_{10} wurde unmittelbar für das gesamte Temperaturgebiet bestimmt. Im folgenden wollen wir unseren Untersuchungen nur die Werte von Q_{10} zugrunde legen [1]). Auf eine zunächst eigentümlich erscheinende Beziehung muss jedoch in diesem Zusammenhange noch aufmerksam gemacht werden.

Madsen und Nyman [2]), Paul, Birnstein und Reuss [3])

1) Von einer Darstellung der Befunde durch die Arrhenius'sche Formel, $K_2 = K_1 \cdot e^{A\frac{T_2-T_1}{T_2 \cdot T_1}}$, wurde Abstand genommen, da der typische „Gang" von Q_{10} viel zu stark und verschieden ist, um dadurch erkärt zu werden.

2) Madsen und Nyman, Zur Theorie der Desinfektion. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 57. 1907.

3) Paul, Birnstein und Reuss, Kinetik der Giftwirkung gelöster Stoffe. I, II. Biochem. Zeitschr. Bd. 29. Vgl. auch dieselben, Biochem. Zeitschr. Bd. 25.

Tabelle IV.

Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) der Giftigkeit innerhalb verschiedener Temperaturintervalle.

Nummer	Substanz und molare Konzentration	0—5° C.	5—13° C.	13—19° C.	19—26° C.	26—30,5° C.	30,5—35,5° C.	0—30,5° C.
1	K_2CO_3, 0,1	7,3	1,88	1,96	1,67	3,68	1,56	2,62
2	Phenol, 0,01	1,63	2,23	2,25	1,32	1,76	3,06	1,85
3	KNO_2, 0,1	1,96		1,89	1,54	2,68	1,23	1,95
4	Äthylalkohol, 0,5 . . .	1,44	1,49	1,54	4,20	3,20	4,00	2,15
5	$BaCl_2$, 0,1	2,56		1,22	1,67	2,46	10,89	2,04
6	KNO_3, 0,1	10,59	1,12	1,60	2,69	1,44	2,20	2,20
7	Na_2CO_3, 0,4.	1,36	2,08	2,67	2,36	3,51	1,85	2,31
8	$Sr(NO_3)_2$, 0,4	2,50	1,85	1,19	1,83	1,70	2,43	1,78
9	Chloralhydrat, 0,4 . . .	2,01	3,09	1,85	1,99	2,46	2,75	2,29
10	HCOOH, 0,04	2,40	2,40	1,54	1,79	2,58	1,69	2,13
11	$HgCl_2$, 0,01	3,24	1,84	1,25	1,53	3,46	1,30	2,01
12	$CuSO_4$, 0,4	1,63		1,35	2,64	2,18	3,90	1,84
13	$CaCl_2$, 0,4	2,40	2,08	2,02	2,25	3,10	1,74	2,35
14	NH_4Cl, 0,4	3,24	1,75	1,74	1,42	2,61	1,85	1,99
15	HCl, 0,03	1,61	2,37	2,39	1,52	2,28	4,00	2,03
16	CrO_3, 0,04	2,21		2,82	1,38	4,15	4,00	2,32
17	H_2SO_4, 0,05	2,18		1,30	1,54	4,64	1,84	2,06
18	HCOONa, 0,5	1,56		1,89	1,78	3,25	2,34	1,87
19	NaCl, 0,4	3,61	2,13	1,46	2,09	2,88	1,96	2,29
20	NaBr, 0,5.	2,40	2,03	1,44	1,61	1,48	1,71	1,70
21	$MgCl_2$, 0,4	1,69	1,91	1,95	1,50	2,05	2,07	1,81
22	NaOH, 0,01	2,46	1,21	1,46	1,58	1,98	1,70	1,64
23	Salizylsaur. Natrium, 0,4	1,31		1,37	2,84	1,78	1,96	1,67
24	$ZnSO_4$, 0,4	1,33		1,35	1,58	1,76	1,96	1,45

Tabelle V.

Temperaturgiftigkeitskoeffizienten α innerhalb verschiedener Temperaturintervalle.

Nummer	Substanz und molare Konzentration	Werte von $\alpha \cdot 10^3$ im Temperaturintervall:						Mittelwert von $\alpha \cdot 10^3$
		0—5°	0—13°	0—19°	0—26°	0—30,5°	0—35,5°	
1	K_2CO_3, 0,4	(88)	51	44	38	40	38	42
2	Phenol, 0,01	21	30	32	26	26	29	27
3	KNO_2, 0,1	29		28	26	28	26	27
4	Äthylalkohol, 0,5 . . .	16	16	17	28	32	36	24
5	$BaCl_2$, 0,1	40		31	28	30	40	34
6	KNO_3, 0,1	(102)	42	35	36	33	33	36
7	Na_2CO_3, ...	13	24	30	32	35	34	28
8	$S(rNO_3)_2$, 0,4	40	33	25	25	24	26	28
9	Chloralhydrat, 0,4 . . .	30	42	36	34	35	36	35
10	HCOOH, 0,04	38	39	32	30	32	31	33
11	$HgCl_2$, 0,01	52	36	28	25	30	27	33
12	$CuSO_4$, 0,4	20		18	24	26	30	23
13	$CaCl_2$, 0,4.	38	34	33	34	36	34	34
14	NH_4Cl, 0,4	51	35	31	27	29	29	33
15	HCl, 0,03	20	31	33	29	30	33	29
16	CrO_3, 0,04	34		37	39	36	31	35
17	H_2SO_4, 0,05	33		26	24	30	30	28
18	HCOONa, 0,5	19		21	22	26	28	23
19	NaCl, 0,4	55	41	34	33	34	34	38
20	NaBr, 0,5.	37	33	24	24	24	24	27
21	$MgCl_2$, 0,4	22	25	26	24	25	26	24
22	NaOH, 0,01	39	20	18	15	21	21	22
23	Salizylsaur. Natrium, 0,4	11		12	21	22	23	18
24	$ZnSO_4$ 0,4	12		12	14	16	18	14

haben nämlich festgestellt, dass die Abnahme der Keimzahl von Bakterien bei konstanter Temperatur und Konzentration in Giftlösungen, als Funktion der Zeit dargestellt, ebenfalls die Form der monomolekularen Reaktion annimmt. Das hat zunächst zu einem Meinungsaustausch geführt[1]), findet jedoch darin seine Erklärung, dass diese Formel eben nicht nur monomolekulare Reaktionen darstellt und überhaupt keine Spezialgleichung ist, „sondern auch der Ausdruck ist, der sich aus den Wahrscheinlichkeitsgesetzen für die Lebensdauer einer grossen Anzahl gleichzeitig entstandener und infolge einer gemeinsamen Ursache sterbender Individuen ergibt". (Kanitz.)

Was nun den sogenannten „Gang" der Werte von Q_{10} betrifft (Tabelle IV), so sehen wir ziemlich verschiedene Verhältnisse; im allgemeinen wird jedoch ein Maximum bei hohen und tiefen Temperaturen erreicht, während im mittleren Temperaturgebiet die Koeffizienten kleiner sind. Die Unregelmässigkeiten bei den höchsten Temperaturen, wodurch die Werte für Q_{10} zwischen 26° C. und 30,5° C. zu gross, die zwischen 30,5°—35,5° C. dementsprechend zu klein sind, erklären sich durch Materialverschiedenheiten, da die Messungen bei 30,5° C. zu einer um 1—2 Wochen anderen Zeit gemacht wurden, was oft schon Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit der Tiere bedingt. Das Maximum von Q_{10} bei niederen und ein zweites kleineres bei hohen Temperaturen ist bei vielen Neutralsalzen erkennbar. Das Minimum bei mittleren Temperaturen wurde auch von Dernoscheck[2]) bei Einwirkung von Seewasser auf Daphina beobachtet. Hingegen konstatiert H. Chick[3]) innerhalb des Temperaturintervalles 0°—40° C. bei der Einwirkung von $AgNO_3$ und HgCl auf Bakteriensporen eine auffallende Konstanz der übrigens sehr hohen Q_{10}-Werte. Diese Konstanz ist vielleicht wohl durch die eigenartigen Verhältnisse des Untersuchungsmaterials erklärbar, da sonst in der Literatur meistens ein ausgesprochener Gang sich findet, wie er auch für die verschiedensten Lebensäusserungen beobachtet wird.

Scharf unterschieden sind in meiner Tabelle die Säuren HCl, H_2SO_4, CrO_3, auch Phenol, denn ihre Koeffizienten nehmen mit steigender Temperatur dauernd zu, ohne ein Maximum bei tiefsten

---

1) Literatur bei A. Kanitz, Temperatur und Lebensvorgänge S. 98.
2) Pflüger's Arch. Bd. 143. 1911.
3) Journ. of Hyg. vol. 10. 1910.

Temperaturen zu zeigen. Eine Ausnahme macht nur HCOOH und das vielleicht wegen seiner geringen Dissoziation (vgl. darüber S. 597). Aber auch bei den Säuren ist oft eine ganz geringe sekundäre Abnahme der Koeffizienten bei mittleren Temperaturen zu beobachten.

Dieses Verhalten der Säuren ist sowohl von Paul, Birnstein und Reuss[1]) als auch in Czapek's Laboratorium[2]) beobachtet worden. Ähnlich verhalten sich die Alkohole, was auch in meiner Tabelle sehr schön zu sehen ist, sowie $MnSO_4$ nach H. Nothmann-Zuckerkandl[2]).

Auch nach den Tabellen Zehl's[3]) berechnen sich für verschiedene Neutralsalze, wenn man die Maximalkonzentrationen, die Keimung von Aspergillussporen zulassen, zugrunde legt, für das mittlere Temperaturbereich 12—22° C. kleinere Werte für Q_{10} als für das Temperaturgebiet 30—40° C. Eine Abnahme der Koeffizienten mit der Temperatur aber beobachten Paul, Birnstein und Reuss[4]) für die Einwirkung von Luft und Sauerstoff auf die Lebensdauer von Bakterien, und zwar finden sie für Luft zwischen 18 und 37,4° C., Q_{10} zu 3,16, für Sauerstoff 2,83, im Temperaturintervall 24—37,4° C. sind die entsprechenden Zahlen 2,04 und 1,90. Auf die nähere Diskussion des „Ganges" von Q_{10} soll später noch eingegangen werden.

Was meine übrigen Resultate betrifft, so kann ich einfach auf die Tabelle IV verweisen; bemerken möchte ich nur noch, dass auch in den Fällen, in denen Q_{10} bei den niedersten untersuchten Temperaturen nicht merklich grösser wird, immerhin die Möglichkeit besteht, dass gemäss der spezifischen Giftigkeit und Temperaturbeeinflussbarkeit des physikochemischen Zustandes des Stoffes eine Zunahme des Temperaturkoeffizienten erst bei noch niederen Temperaturen möglich wäre, wenn diese Verhältnisse untersucht werden könnten.

Die absolute Grösse der Temperaturkoeffizienten ist, wenn wir von den Schwankungen innerhalb verschiedener Temperaturbereiche abstrahieren, sehr verschieden gross gefunden worden. Madsen und Nyman[5]) finden sie für die Wirkung von $HgCl_2$

1) Biochem. Zeitschr. Bd. 29. 1910.
2) Vgl. Czapek, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., Bd. 1 S. 174.
3) Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 8. 1908.
4) Biochem. Zeitschr. Bd. 25. 1910.
5) Zeitschr. f. Hyg. Bd. 57. 1907.

auf Milzbrandbakterien zu 2,5, Chick für $HgCl_2$ 3,0—3,9, für $AgNO_3$ 2,8—3,0, also wesentlich höhere Werte. Die Zahlen von Paul, Birnstein und Reuss für die Luft- und Sauerstoffeinwirkung wurden früher schon angegeben. Dieselben Autoren finden für Säuren, je nach der Temperatur, Koeffizienten zwischen 1,5—2,6. Nach der Untersuchung von Paul[1]) beträgt der Temperaturkoeffizient für die Lebensdauer in Sauerstoff bei niederer Temperatur für Bakterien etwa 1,7. Auffallend niedere Koeffizienten findet Zehl (l. c.): Für Neutralsalze verschiedener Kationen ergibt sich bei niederer Temperatur 1,09—1,30, bei hoher 1,2—2,3. Auffallend stark ist der Unterschied für niedere und hohe Temperatur bei Chloralhydrat, wo die entsprechenden Zahlen 1,30 bzw. 4,33 sind. Dernoscheck endlich, dessen Untersuchungen ja an auch Cladoceren (Daphnia) gemacht wurden, findet $Q_{10} = 1{,}8—2{,}5$, und Warren gibt 2,0—1,7 an (Quart. Journ. of micros. Science 1900).

Es scheint also, wenn wir auch meine Versuchsergebnisss berücksichtigen, der Temperaturkoeffizient für die Giftigkeit je nach der betreffenden Substanz, nach Untersuchungsobjekt und wahrscheinlich physiologischem Zustand desselben, weiters je nach dem Temperaturgebiet und endlich, wie wir sehen werden, vielleicht auch je nach der absoluten Konzentration der Untersuchungsflüssigkeit ziemlich stark verschieden zu sein.

Bei dieser Sachlage mag es nun allerdings zweifelhaft erscheinen, ob man überhaupt aus der gleichen Grösse an Q_{10} eines bestimmten physiologischen Prozesses, bei uns also der Abtötung durch Gifte, mit dem Temperaturkoeffizienten eines einfachen physikochemischen Geschehens auf die wesentliche Identität beider Rückschlüsse zu machen berechtigt ist[2]). Jedenfalls wird aber der Gang dieses Koeffizienten sehr berücksichtigt werden müssen, und seine Erklärung erscheint wertvoller als die gerade bei der Giftwirkung schwierige Parallelisierung auf Grund des absoluten Wertes von Q_{10} mit einem einfachen, bekannten Geschehen. Der Tatsache, dass besonders bei Stoffwechsel- und Wachstumsprozessen bei verschiedenen

---

1) Th. Paul, Der chemische Reaktionsverlauf beim Absterben trockener Bakterien bei niederer Temperatur. Biochem. Zeitschr. Bd. 18.

2) Auf die Unsicherheit derartiger Schlüsse weist namentlich A. Pütter (Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 16. 1914) nachdrücklich hin.

Temperaturen meist sehr stark verschiedene Temperaturkoeffizienten bestehen, deren Gang ein ganz gesetzmässiger ist, hat man durch die Theorie der begrenzenden Faktoren[1]) gerecht zu werden versucht. Sie besagt, dass jeweils der langsamste Prozess mit seiner Temperaturbeschleunigung den Wert, den Q_{10} für den Gesamtprozess annimmt, bestimmt, und dass durch den Wechsel dieser jeweils geschwindigkeitsbestimmenden Faktoren der Gang der Werte für die Temperaturkoeffizienten des Gesamtprozesses bestimmt wird. Diese Theorie scheint mir auch auf die Giftwirkungen anwendbar, nur dürfen wir hier nicht versuchen, so einfache bestimmende Faktoren wie bei Stoffwechsel und Wachstum, wo man in der Diffusion, der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit, der Sauerstoffspannung usw. diese wechselnden Faktoren zu erkennen geglaubt hat, heranzuziehen, vielmehr sind offenbar komplexere Zustandsänderungen des lebenden Systems in erster Linie maassgebend, die in Kombination mit den von Stoffgruppe zu Stoffgruppe oft stark verschiedenen physikochemischen Zustandsänderungen der Giftlösungen mit der Temperatur sich mannigfach kombinieren. Nur so ist es offenbar erklärlich, dass die einen Stoffe wachsende, die anderen fallende Koeffizienten der Giftigkeit besitzen, während wieder andere bei mittleren Temperaturen ein Minimum aufweisen.

Um einigermaassen einen Überblick zu gewinnen, will ich versuchen, die hier in Betracht kommenden, zum Teil einfachen, zum Teil sehr komplexen Veränderungen, die möglicherweise auf die Art der Zunahme der Giftwirkung mit der Temperatur Einfluss haben, in drei Hauptklassen unterzubringen. Wir können offenbar betrachten: 1. die Veränderungen in der Lösung selbst als Aussensystem, die eine Veränderung der Giftigkeit veranlassen können; 2. die Veränderungen des lebenden Systems selbst, die die grössere oder geringere Empfindlichkeit und Durchdringbarkeit usw. bedingen; 3. die Veränderungen, die in den Wirkungen der Gifte auf das System bestehen, und überhaupt alle Verhältnisse, die eine Giftwirkung ermöglichen, und deren Veränderung auch diese beeinflussen muss. Überhaupt muss bemerkt werden, dass es nicht so sehr ein

1) Vgl. A. Pütter, Temperaturkoeffizienten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 16. 1914. — L. Jost, Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Zentralbl. Bd. 26. 1906. — Weitere Literatur bei Kanitz, l. c.

Problem ist, warum überhaupt Giftigkeitserhöhung mit der Temperatur bei den meisten Stoffen vorkommt, wir mithin positive Koeffizienten, die grösser als eins sind, finden, wozu eventuell schon die Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit zur Erklärung genügen würde, als vielmehr die Tatsache des auffallenden und scheinbar gesetzmässigen Variierens dieser Koeffizienten in verschiedenen Temperaturbereichen.

A. Veränderungen im Aussenmedium der Lösungen[1].

Die Dissoziation darf man nicht, wie Zehl will, allgemein als die Giftigkeit bei Temperaturerhöhung vergrössernden Faktor hinstellen, denn die Dissoziation in Ionen geht gemäss der Tatsache, dass sie bei der Mehrzahl anorganischer Elektrolyte ein exothermer Vorgang ist, bei Temperaturerhöhung zurück. Diese positive Dissoziationswärme[2]) ist sehr bedeutend bei Säuren und Basen (etwa 1000—2000 g/Cal), bei Salzen viel geringer (200—600 g/Cal). Organische Säuren wie HCOOH hingegen haben sehr grosse, aber negative Dissoziationswärme, und demgemäss nimmt der Zerfall der Moleküle in Ionen bei Temperaturerhöhung zu. Allerdings scheinen eben gerade bei diesen Säuren die undissoziierten Moleküle das giftigkeitsbestimmende Prinzip zu sein (vgl. S. 597). Bei den anorganischen Säuren nimmt die Dissoziationswärme, wie ich den Tabellen von Landoldt-Börnstein entnehme, ausserdem mit der Temperatur ab[3]), so dass also jedenfalls dieser Faktor (die Dissoziation) und seine Temperaturvariabilität nicht bestimmend für die Giftigkeitsverhältnisse ist, sie überdies höchstens vermindern könnte. Rechnet man sich, um einen Begriff von der Kleinheit des Disso-

---

1) Vgl. dazu neben Höber, l. c., die Artikel: Dissoziation (Bd. 2 S. 105), Lösungen (Bd. 4 S. 440), Hydrolyse (Bd. 5 S. 336), Thermochemie (Bd. 9 S. 1097) im Handwörterb. d. Naturwissensch. Jena 1912—1915.

2) „Die Dissoziationswärme ist die in Gramm/Kalorien gemessene Wärmemenge, die bei der Dissoziation von 1 g/mol. der undissoziierten Elektrolyten in ihre freien Ionen entwickelt wird. Wenn die Dissoziation mit steigender Temperatur steigt (fällt), ist die Dissoziationswärme nach dieser Definition negativ (positiv)." Landoldt-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen, 4. Aufl., 1912, woher auch das Zahlenmaterial entnommen wurde.

3) Zum Beispiel für HCl Dissoziationswärme bei 21,5° C. + 2000 g/Cal.
„ „ „ „ 35,0° C. + 1080 „
„ HNO_3 „ „ 21,5° C. + 2800 „
„ „ „ „ 35,0° C. + 1360 „

ziationsrückganges mit der Temperatur zu bekommen, die Q_{10}-Werte dafür aus, so erhält man unter Zugrundelegung der Zahlen von Noyes[1]) für NaCl 1,002, für HCl 1,004, für K_2SO_4 als besonders hohen Wert 1,006. Diese Werte sind weit unter den für uns in Betracht kommenden Grössenordnungen.

Dass trotz des Dissoziationsrückganges die Leitfähigkeit steigt, hat seinen Grund in der stark vermehrten Ionenbeweglichkeit, die den Einfluss des Dissoziationsrückganges weitgehend überkompensiert. Für Leitfähigkeit und Ionenbeweglichkeitszunahme ergibt sich aus den Zahlen im Landoldt-Börnstein für Neutralsalze Q_{10} = 1,22, für Säuren und Laugen etwa 1,16. Auch dieser Faktor wird aber in Anbetracht der grossen absoluten Geschwindigkeit der Ionenbewegung überhaupt kaum von nennenswertem Einfluss auf die Giftigkeitszunahme sein, schon in Anbetracht des viel zu geringen Temperaturkoeffizienten, der höchstens durch Koeffizientenmultiplikation[2]) vergrössert werden könnte[3]).

B. Veränderungen im Zellsysteme selbst.

Sie beanspruchen nicht nur dadurch unser besonderes Interesse, dass sie die Faktoren enthalten, die offenbar auch teilweise den absoluten Wert von Q_{10} entscheiden, sondern auch insofern sie es auch sind, die den ausgesprochenen Gang des Temperaturkoeffizienten bedingen.

Wir betrachten zunächst die Permeabilität, die allerdings in ihrer Veränderung durch die Temperatur nicht streng von den dadurch bedingten inneren Zellveränderungen zu trennen ist. Die Permeabilität wird offenbar überhaupt bei allen jenen Giftwirkungen wenig in Frage kommen, die bei ihrem Eindringen wie die Mineralsäuren und starken Basen die Zellhaut einfach zerstören. Wohl aber haben wir offenbar in der mit der Temperatur veränderten

1) Zit. nach Höber, l. c. S. 679.

2) Vgl. diesbezüglich A. Pütter, Temperaturkoeffizienten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 16. 1914.

3) Hingegen wird der Hydrolysengrad durch die Temperatur stark erhöht, was in unserem Falle der nicht neutral reagierenden Salzlösungen auf die Giftigkeit von Einfluss sein muss. Eine 0,2 mol. Na_2CO_3-Lösung ist bei 18° C. zu 1,3 %, bei 25° C. zu 1,7 % hydrolysiert; für eine 0,1 mol. Lösung sind die entsprechenden Zahlen 2,2 % und 2,9 %. Aus diesen von F. Auerbach und Pick (Arbeiten a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 38. 1911) gefundenen Zahlen berechnet sich Q_{10} zu 1,45; also eine ganz bedeutende Steigerung der Giftigkeit.

Permeabilität vielleicht ein Maass und Zeichen für die spezifische Widerstandsfähigkeit gegen äussere, chemische Eingriffe überhaupt, und insofern sind die diesbezüglichen Temperaturkoeffizienten auch für unere Frage interessant. Die Permeabilität nimmt nun sowohl für Wasser [Rysselberghe[1])] als auch für Traubenzucker [Masing[2])] mit Temperatursteigerung bedeutend zu, und zwar ist nach Masing Q_{10} bei 0,5° C. 12,0, bei 25° C. 2,25, zeigt also einen auch quantitativ ähnlichen Gang, wie wir ihn für die Stoffwechsel- und Wachstumsvorgänge kennen. Es weist uns das darauf hin, dass mit steigender Temperatur das Plasma innerhalb der niederen Temperaturgrade ungemein rasch, später zunehmend langsamer Zustandsänderungen erfährt, die, weil es sich offenbar überhaupt um leichtere Angreifbarkeit und grössere Labilität handelt, auch für den Gang der Koeffizienten der Giftwirkung besonders maassgebend sein müssen. Betrachten wir das Plasma als Ganzes, so ist offenbar bei niederer Temperatur, wo der Stoffwechsel und überhaupt die chemische Aktivität des Plasmas ausserordentlich herabgesetzt ist, den Giftstoffen besonders wenig Gelegenheit zu rascher Zerstörung gegeben, während bei schon etwas höherer Temperatur, bei der die Stoffwechselvorgänge schon sehr intensive, die Plasmabeschaffenheit demnach eine hochaktive ist, zu tiefgreifendster Zerstörung reiche Gelegenheit ist und demnach die Lebensdauer in Giften ausserordentlich abnimmt. So erklären sich die oft grossen Temperaturkoeffizienten bei niederer Temperatur in meiner Tabelle sowie bei anderen Autoren. Für niedere Temperaturen hat diese Gedankengänge, allerdings von ganz anderen Problemen ausgehend, in ganz ähnlicher Weise Schaffnit[3]) in einer interessanten Arbeit entwickelt, und zwar auf Grund der reichen Erfahrungen der Pflanzenphysiologen über die spezifische Resistenz der Pflanzen gegen niedere Temperatur und ihre Abhängigkeit vom kolloidchemischen und physiologischen Zustande des Protoplasmas. Auf diese Fragen werde ich sogleich näher zurückkommen.

---

1) Fr. v. Rysselberghe, Influence de la témperature sur le perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Bull. Acad. de Belg. 1901 p. 173—221.

2) E. Masing, Über die Verteilung von Traubenzucker im Menschenblut und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Pflüger's Arch. Bd. 156. 1914. Vgl. über weitere Literatur Kanitz, l. c. S. 89 ff.

3) E. Schaffnit, Über den Einfluss niederer Temperaturen auf pflanzliche Zellen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 12. 1911.

Dass lebendes Plasma starke Zustandsänderungen hinsichtlich seiner Permeabilität und inneren Jonisation bei Temperaturerhöhung aufweist, ist in lehrreicher Weise jüngst von Osterhout[1]) gezeigt worden. Die Leitfähigkeit lebenden Gewebes (Laminaria-Thallien) ist viel höher als die des toten, offenbar wegen des spezifischen Widerstandes des lebenden Plasmas gegen die Ionenpermeierung. Der Temperaturkoeffizient der Leitfähigkeit verhält sich jedoch umgekehrt, indem er beim lebenden Gewebe viel grösser als beim toten ist, bei welch letzterem er mit dem für Meerwasser zusammenfällt. Das zeigt gut, wie gerade dadurch, dass vitale Eigentümlichkeiten den absoluten Wert für die Leitfähigkeit bestimmen, sie eben infolge ihrer starken Temperaturbeeinflussbarkeit, die viel grösser als die rein physikochemisch zu erwartende ist, auch den hohen Wert des Temperaturkoeffizienten bestimmen. Offenbar ganz Ähnliches wird man für Temperatur und Giftwirkung anzunehmen haben.

Den nächsten Faktor könnte man als Erhöhung der Aktivität des Plasmas im weitesten Sinne bezeichnen; auch die Permeabilitätserhöhung ist ja eigentlich nur ein Ausdruck für diese Zustandsänderung des Systems. Dass diese innerhalb der unteren Temperaturgrenze der Stoffwechselvorgänge besonders rasch zunimmt, haben wir schon gesehen, ähnliches ist offenbar auch für die hohen Temperaturen anzunehmen. Ebendieselben Veränderungen, die bei Wachstum und Stoffwechsel offenbar infolge irgendwelcher Gegenreaktionen[2]) eine Verkleinerung der Temperaturkoeffizienten bei hohen Temperaturen, ja sogar eine negative Beschleunigung bedingen, werden bei der Giftwirkung durch Summation mit dieser natürlich eher ein Anwachsen der Koeffizienten bewirken. Bei niederer Temperatur wird das Plasma offenbar durch den schwellenwertartigen Eintritt des über sein Minimum gesteigerten Stoffwechsels für Gifte sprungartig besonders empfindlich; bei den höchsten physiologischen Temperaturen ist das lebende System, wie die hohen Temperaturkoeffizienten der Lebensdauer bei diesen Temperaturen lehren, offenbar in ein Stadium der höchst gesteigerten Empfindlichkeit und gewissermaassen ins labile

---

1) W. J. V. Osterhout, Über den Temperaturkoeffizienten des elektrischen Leitvermögens im lebenden und toten Gewebe. Biochem. Zeitschr. Bd. 67.

2) Eine eingehende Theorie und Begründung dieser Gegenreaktionen hat A. Pütter (Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 16. 1914) entwickelt.

Gleichgewicht[1]) geraten, so dass die Temperaturkoeffizienten der Giftwirkung wieder ansteigen, was wohl noch deutlicher und durchgreifender der Fall sein würde, hätte ich in den Experimenten noch etwas höhere Temperaturen dazugenommen. Dass sich im einzelnen die verschiedenen Stoffe und wohl auch Untersuchungsobjekte bezüglich dieses Ganges von Q_{10} verschieden verhalten, hat seine, im speziellen unbekannten Gründe, jedenfalls wäre eine eingehendere Behandlung der Frage, von welchem Einfluss die chemische Konstitution bzw. die spezifische Wirksamkeit das Giftes darauf ist, sehr wünschenswert.

Es erübrigt nur noch, auf einige diesen Ausführungen verwandte Vorstellungen anderer Autoren hinzuweisen. Paul, Birnstein und Reuss[2]) haben, wie erwähnt, bei der Einwirkung von Säuren auf Bakterien mit der Temperatur anwachsende Werte von Q_{10} gefunden. Indem sie darauf verweisen, dass unsere Gleichungen ein Konstantbleiben der physikochemischen Verhältnisse voraussetzen, da nur unter dieser Bedingung eben eine Konstante in Q_{10} berechenbar ist, entwickeln sie folgende nähere Vorstellungen über den Gang der Temperaturkoeffizienten.

Die Konstante A in der Arrhenius'schen Formel, die einen ähnlichen Gang wie Q_{10} zeigt, gibt die Wärmetönung der Umwandlung von 1 Mol. des inaktiven Stoffes in 1 Mol. des aktiven an. Danach kann zwar der Temperaturkoeffizient unabhängig von der Temperatur innerhalb eines bestimmten Temperaturgebietes sein, muss es aber nicht. Finden wir also zunehmende Temperaturkoeffizienten, so besagt das, „dass die Umwandlung der inaktiven Plasmabestandteile in die aktiven[3]) mit einer negativen Wärmetönung verläuft, die mit steigender Temperatur zunimmt," womit unter der auch von mir gemachten Annahme, dass die aktiven Stoffe für die Giftwirkung empfindlicher sind, die zunehmenden Temperaturkoeffizienten der Giftwirkung erklärt sind. Zu beachten bleibt aber, dass die vielfach vorkommende starke Zunahme der Koeffizienten bei den untersten Temperaturen dadurch nicht auch erklärt werden kann, so dass neue

1) Vgl. dazu auch W. W. Lepeschkin, Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. Bd. 28. 1910; Bd. 30. 1912.

2) Paul, Birnstein und Reuss, Kinetik der Giftwirkung gelöster Stoffe. I. Einfluss der Neutralsalze und der Temperatur auf die Desinfektionsgeschwindigkeit von Säuren. Biochem. Zeitschr. Bd. 29.

3) Ganz ähnliche Ansichten hat Schaffnit, l. c., entwickelt.

Annahmen gemacht werden müssen. Dass es sich hier um andere Verhältnisse handelt, ist auch wahrscheinlich, wenn wir bedenken, dass wir es hier mit dem schwellenartigen Einsetzen des Stoffwechsels und überhaupt der Plasmaaktivität und den damit verbundenen kolloidchemischen Zustandsänderungen [1]) bei Übergang von den Temperaturen nahe an 0° C., also dem physiologischen Minimum, zu den schon einen intensiveren Stoffwechsel und Lebensaktivität gestattenden, etwas höheren Temperaturen zu tun haben. Hier sind die ähnlichen Vorstellungen zu erwähnen, die Kanitz [2]) zur Erklärung der hohen Temperaturkoeffizienten entwickelt hat. Bei gewissen Temperaturen, die für Kaltblüter an 0° C., für Warmblüter aber schon bei 20° C. liegen, nehmen die Stoffwechselvorgänge unmessbar kleine Geschwindigkeiten an, und demnach sind die Temperaturkoeffizienten kleiner Temperaturerhöhungen sehr gross. Dafür gebraucht Kanitz zutreffend den Ausdruck „Auslösung", „womit wir die Ursache für das Eintreten irgendeines Lebensvorganges nahezu immer zu bezeichnen pflegen". Für alle katalytischen und fermentativen Prozesse, die beim Stoffwechselablauf doch eine ausserordentliche Rolle spielen, vermutet er nun folgendes. Der Temperaturkoeffizient der Enzymzersetzung ist nach Arrhenius [3]) um 50° C. herum ein ausserordentlich hoher (Q_{10} bis 8000), wodurch sich die hohen Temperaturkoeffizienten abnehmender Lebensdauer an der oberen Temperaturgrenze erklären. Es wäre nun aber ganz gut denkbar, dass auch für die Bildung dieser Fermente und Katalysatoren oder doch für die Bildung ihrer entsprechenden Kinasen an der unteren Temperaturgrenze des Stoffwechsels bei geringer Temperaturerhöhung, also im Gebiete der Auslösung, ebenso hohe oder ähnlich hohe Temperaturkoeffizienten in Betracht kommen, wodurch die fast sprungartig erfolgende Stoffwechsel- und Wachstumsbeschleunigung in diesem Bereich bei Temperaturerhöhung erklärt sein würde. Was hier speziell vom Standpunkte der Stoffwechsel-

1) Vgl. diesbezüglich die Zusammenfassungen von Wo. Pauli, Allgemeine Physikochemie der Zellen und Gewebe. Ergebn. d. Physiol. Bd. 1 S. 1, Bd. 3 S. 1, Bd. 6, und Pflüger's Arch. Bd. 67, 71, 136.

2) A. Kanitz, Arbeiten über die R.-G.-T.-Regel bei Lebensvorgängen. Zeitschr. f. Elektrochem. 1907, und Bezüglich der gleich grundlegenden Bedeutung extrem hoher Temperaturkoeffizienten für die Entstehung und Dauer des Lebens. Zeitschr. f. Biol. Bd. 52. 1909.

3) Sv. Arrhenius, Immunochemie. Leipzig 1907.

physiologie erörtert ist, gilt offenbar allgemeiner und auch für die Giftwirkung, die ja offenbar aufs engste mit der Aktivität des Plasmas und dessen Stoffwechsel verknüpft ist, ähnlich, wie wir das früher schon anzudeuten versucht haben. Als Problem, dessen Bearbeitung uns tieferen Einblick in die spezifische Art der Giftwirkung verschiedener Stoffe und Ionen verspricht, bleibt aber noch der von Stoff zu Stoff oft verschiedene „Gang" sowie absolut verschiedene Wert der Temperaturkoeffizienten der Giftwirkung bestehen.

C. Die Wirkung der Lösungen auf das Plasma als Produkt der äusseren und inneren Faktoren.

Da es nicht meine Aufgabe sein kann, speziellere Vorstellungen über die Art der spezifischen Giftwirkung[1]) sowie über den Einfluss der Temperatur auf die Reaktionsgeschwindigkeit[2]), die ohnehin bisher im Zentrum des Interesses gestanden hat, zu entwickeln, so kann ich mich hier kurz fassen.

Nur auf die Verhältnisse der Adsorption und ihrer Temperaturvariation will ich kurz hinweisen, da sie es ist, die ja auf Grund der Ostwald'schen Arbeiten vor allem zur Erklärung der Beziehungen zwischen Konzentration und Giftwirkung herangezogen wurde. Auch der Verteilungssatz, der ja auch die Beziehungen der Giftlösung zum lebenden System ausdrücken hilft, muss erwähnt werden.

Die Adsorption[3]), die uns ihrer grossen Geschwindigkeit der Gleichgewichtseinstellung halber nur als schon vollendeter Gleichgewichtszustand interessiert, zum Unterschiede zum Beispiel von der Diffusion, wo wir die kinetische Beziehung in den Vordergrund rücken, nimmt — das ist besonders klar bei Gasen, komplizierter bei Lösungen — mit der Temperaturerhöhung ab. Und zwar berechne ich nach einer Angabe von Travers (zitiert nach Freundlich, Kapillarchemie)

---

1) Vgl. die grosse Zusammenfassung und Literaturangaben bei T. Br. Robertson, Über die Verbindungen der Proteine mit anorganischen Substanzen und ihre Bedeutung für die Lebensvorgänge. Ergebn. d. Physiol. Bd. 10.

2) Vgl. diesbezüglich unter Kanitz, Temperatur und Lebensvorgänge S. 1 ff. u. S. 164 ff., die Zusammenfassung von M. Trautz, Chemische Kinetik. Handwörterb. d. Naturwissensch. Bd. 2 S. 529—543. 1912.

3) Vgl. H. Freundlich, Adsorption. Handwörterb. d. Naturwissensch. Bd. 1 S. 59 ff. 1912.

für das System Kohle-CO_2 innerhalb des Temperaturintervalles 0—35° C., den Temperaturkoeffizienten der Abnahme des adsorbierten Kohlendioxyds zu 1,17, also jedenfalls ein geringer Wert. Deshalb ist die Verschiebung des Adsorptionsgleichgewichts wohl kein Faktor, der Einfluss auf die Giftigkeitszunahme bzw. ihre Verminderung mit der Temperatur hat. Hingegen ist der Grad der Adsorbierbarkeit verschiedener Stoffe vielleicht sehr maassgebend für ihre Giftigkeit bei gleicher Temperatur. So adsorbieren sehr wenig anorganische Salze, Säuren und Basen, stärker Salze mit organischem Kation oder Anion, sehr stark zum Beispiel Phenole. Jedenfalls kommen aber auch andere Verhältnisse sehr stark in Betracht, da gerade die organischen Salze meiner Tabelle eine auffallend geringe Giftigkeit haben.

Interessante Ergebnisse liefert der Teilungskoeffizient und seine Verschiebung mit der Temperatur, und obwohl ich über keine einschlägigen Experimente verfüge, möchte ich doch darauf etwas eingehen, weil dieses Beispiel mir zu zeigen scheint, wie wenig man aus der absoluten Grösse physiologischer Temperaturkoeffizienten auf bestimmte physikochemische Prozesse als Hauptkomponenten folgern darf[1]), und dass der „Gang" der Koeffizienten das viel interessantere und wirklich oft lösbare Problem bildet.

H. H. Mayer[2]) hat den Einfluss der Temperatur auf die Giftigkeit und Verteilung einiger lipoidlöslichen Stoffe untersucht. Nachstehend habe ich die Werte für Q aus seinen Zahlen berechnet. Die drei ersten Stoffe zeigen entsprechend der Zunahme des Verteilungskoeffizienten $\frac{\text{Öl}}{\text{Wasser}}$ mit Temperaturzunahme ein Wachsen, die anderen drei entsprechend der Abnahme des Verteilungskoeffizienten ein Sinken der Giftigkeit bzw. die kritischen Narkosekonzentrationen. Die drei ersten Q-Werte geben also die Zunahme der Giftigkeit, die drei letzten die Abnahme mit steigender Temperatur innerhalb 3—30° C. an. Der Einfachheit halber ist Q_{27} statt Q_{10} ausgerechnet worden.

---

1) Vgl. dazu besonders A. Pütter, Temperaturkoeffizienten. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 16. 1914.

2) H. H. Mayer, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmak. Bd. 46. 1901 (zit. nach Höber, l. c. S. 452).

	Q_{27} der Giftigkeit	Q_{27} des Verteilungskoeffizienten
Aceton	2,3	1,6
Äthylalkohol	2,3	1,8
Chloralhydrat	5,0	4,4
Salizylamid	2,1	1,5
Benzamid	2,5	1,5
Monacetin	1,2	1,5

Es ist nun unzweifelhaft, dass die Giftigkeitszu bzw. -abnahme im wesentlichen von den bezüglichen Verhältnissen des Teilungskoeffizienten bei Temperaturveränderuug bestimmt wird. Dennoch ist aber der absolute Wert dieses Koeffizienten für denselben Stoff für Giftigkeit und Verteilung sehr stark verschieden. Würde man also lediglich auf Grund der Grösse der Temperaturkoeffizienten der Giftigkeit sich ein Urteil über die diese Giftigkeitsveränderung hauptsächlich bewirkenden, einfachen physikochemischen Faktoren mit bekanntem Temperaturkoeffizienten bilden wollen, so würde man wohl schwerlich in Anbetracht der so stark verschiedenen Koeffizienten auf die Verteilungsverhältnisse schliessen, wenn uns deren Bedeutung nicht aus anderen Überlegungen bekannt wäre. Dieser Fall scheint mir zu zeigen, wie vorsichtig man bei derartigen Schlüssen aus der absoluten Grösse der Temperaturkoeffizienten sein muss, da in einem Falle, wo die Art der Giftigkeitsveränderung mit der Temperatur wohl besonders klar liegt, offenbar durch die spezifischen Wirkungsweisen der Stoffe auf das Plasma und die Veränderung der Empfindlichkeit des Plasmas an sich, unabhängig von der aufgenommenen Giftmenge, mit Temperaturänderung, Temperaturkoeffizienten von ganz anderer Grösse für die Giftigkeitsveränderung erscheinen, als sie der Temperaturvariabilität jenes hauptsächlich die Giftigkeit bestimmenden physikochemischen Faktors entsprechen. Nur das Grössen*verhältnis* sowie die Richtung der Giftigkeitsveränderung sind entsprechende.

2. Veränderung in der Giftigkeitsreihenfolge der untersuchten Substanzen infolge der Verschiedenheit ihrer Temperaturgiftigkeitsquotienten.

Ganz ähnlich, wie die Reihenfolge der untersuchten Stoffe bei grösserer und geringerer Konzentration eine verschiedene ist, weil

die Giftigkeitszu- bzw. -abnahme mit der Konzentrationsänderung bei verschiedenen Stoffen verschieden stark ist, so finden wir ganz dasselbe auch hinsichtlich verschiedener Temperatur. Auch hier macht sich entsprechend der verschieden grossen Thermovariabilität der Giftigkeit der einzelnen Substanzen eine Verschiebung der relativen Reihenfolge bei höheren, mittleren und niederen Temperaturen geltend. In nachfolgender Tabelle VI, die aus den speziellen Temperaturexperimenten, wie sie in Tabelle III angegeben sind, zusammengestellt ist[1]), sind diese Verhältnisse gut erkennbar. Um Unregelmässigkeiten der Messungen auszuschalten, sind je die Mittelwerte der Lebensdauer (T) in Sekunden für die Temperaturen

Tabelle VI.

Vergleich der Lebensdauer (T) bei verschiedener Temperatur und der Quotienten der Giftigkeitszunahme bei Temperaturerhöhung.

Temperaturintervall 0—5° C.		Temperatur 19° C.		Temperaturintervall 30,5—35,5° C.		T_{0-5}
T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	T in Sek.	Substanzen der Giftigkeit nach geordnet	T_{30-35}
80	Phenol	22	Phenol	9	K_2CO_3	13,5
104	KNO_2	26	K_2CO_3	11	Phenol	7,2
122	K_2CO_3	34	KNO_2	15	KNO_3	6,9
220	$Sr(NO_3)_2$	75	KNO_3	27	Aethylalkohol	12,2
235	KNO_3	90	$Sr(NO_3)_2$	28,5	KNO_3	8,2
255	$HgCl_2$	95	$HgCl_2$	29,5	Na_2CO_3	13,4
330	Äthylalkohol	100	HCOOH	37,5	$HgCl_2$	6,8
345	HCOOH	110	Na_2CO_3	38	HCOOH	9,0
390	Na_2CO_3	120	Chloralhydrat	38,5	$Sr(NO_3)_2$	5,7
420	NH_4Cl	130	$BaCl_2$	39	$BaCl_2$	10,9
427	$BaCl_2$	135	NH_4Cl	40	Chloralhydrat	12,7
495	NaBr	165	Äthylalkohol	58	$CaCl_2$	11,8
510	Chloralhydrat	195	$CaCl_2$	59	NH_4Cl	7,1
530	$CuSO_4$	195	HCl	65	H_2SO_4	8,7
540	NaOH	205	H_2SO_4	71,5	$CuSO_4$	7,4
569	H_2SO_4	210	NaBr	75	HCl	10,0
583	HCOONa	240	$MgCl_2$	75	CrO_3	14,0
690	$CaCl_2$	240	CrO_3	82	HCOONa	7,1
690	$MgCl_2$	255	HCOONa	82,5	NaOH	6,5
750	HCl	265	$CuSO_4$	90	NaCl	10,6
960	NaCl	285	NaCl	92,5	NaBr	5,3
1051	CrO_3	285	NaOH	110	$MgCl_2$	6,2
1120	Salizyls. Natr.	690	Salizyls. Natr.	217	Salizyls. Natr.	5,1
1235	$ZnSO_4$	750	$ZnSO_4$	360	$ZnSO_4$	3,4

1) Ganz entsprechende Resultate, nur infolge des geringeren Temperaturintervalles weniger ausgeprägt, ergeben sich für die drei Temperaturen der Konzentrationsversuche der Tabelle I.

0 und 5° C. einerseits, für 30,5 und 35,5° C. anderseits und für die Mitteltemperatur 19° C. angegeben und die Substanzen in den entsprechenden drei Vertikalkolonnen ihrer Giftigkeit nach in absteigender Reihenfolge angeordnet, so dass die relative Ortsveränderung eines Stoffes zu den anderen bei Temperaturveränderung gut erkennber ist. In der letzten Vertikalrubrik sind dann die Quotienten aus der mittleren Lebensdauer bei 0—5° C. und 30,5—35,5° C. gebildet, eine Methode, die uns für den jetzigen Zweck hinreichend genaue Vergleichswerte der relativen Giftigkeitszunahme verschiedener Substanzen innerhalb des angegebenen Temperaturintervalles gibt. Im einzelnen hebe ich folgendes hervor:

NaBr zeigt starke Verschiebung in den einzelnen Vertikalkolonnen, indem es bei niederer Temperatur relativ viel giftiger ist als bei höherer. Ähnlich verhält sich NaOH und $Sr(NO_3)_2$; überhaupt, wie leicht ersichtlich, alle Stoffe, die im Vergleich mit anderen einen geringen Quotienten der Giftigkeitszunahme zeigen. Umgekehrt wie die eben erwähnten Stoffe verhält sich $CaCl_2$ usw. All das ist ohnehin aus der Tabelle ersichtlich.

In mancher Hinsicht ist auch eine Betrachtung der früheren Tabelle III lehrreich. Stoffe, die zum Beispiel bei hoher Temperatur annähernd gleiche absolute Giftigkeit besitzen, wie NaCl und NaBr, unterscheiden sich bei tiefen Temperaturen, eben infolge ihres stark verschiedenen Temperaturkoeffizienten bzw. -quotienten (Tabelle VI), oft ganz ausserordentlich in der Giftigkeit, zum Beispiel ist NaBr bei tiefer Temperatur zweimal so giftig als das so nahe verwandte Salz NaCl — ein schönes Beispiel für den Einfluss des Anions auch auf die Temperaturvariation der Giftigkeit! Andere Stoffe, wie HCl und H_2SO_4, verhalten sich in ihrem Giftigkeitsverhältnis bei niederer und hoher Temperatur ganz gleich, während CrO_3 bei hoher Temperatur die gleiche Giftigkeit wie H_2SO_4 besitzt, bei 0° C. hingegen nur halb so giftig ist. Hier sind offenbar die Dissoziations- und Konstitutionsverhältnisse und überhaupt die spezifische Art der Wirksamkeit im ersteren Falle Ursache der Gleichheit, im letzteren Ursache der Verschiedenheit des Grades der Temperaturvariabilität der Giftigkeit. Ganz allgemein ist es offenbar klar, dass bei Stoffen mit starker Giftigkeitszu bzw. -abnahme die Temperaturveränderung offenbar in irgendeinem Sinne, sei es durch Beeinflussung der Plasmaempfindlichkeit oder durch Veränderungen der Eigenschaften der Lösung selbst, als Aktivator der Giftwirkung eine grosse Rolle

spielt und sehr wesentlich ist. Dass an und für sich sehr giftige Stoffe, wie $HgCl_2$, Nitrite, NaOH, die dank ihrer spezifischen Ionen eine hohe Zerstörungskraft ausüben, eine geringere Temperaturbeeinflussbarkeit ihrer Wirksamkeit zeigen, ist dann verständlich, da hier die Temperaturerhöhung nicht erst wie bei minder spezifisch wirkenden Stoffen die Rolle eines notwendigen Katalysators der Giftwirkung spielt. Der Wirksamkeit der einen Stoffe kommt die Temperatur durch ihren Einfluss auf die Plasmabeschaffenheit stark entgegen, für die anderen weniger, für sehr giftige kommt der Plasmawiderstand und seine Temperaturbeeinflussbarkeit überhaupt fast nicht in Betracht, hier ist die chemische Reaktionsbeschleunigung zum Beispiel das allein Bestimmende. Überall sind wir also auf die spezifische Konstitution und Wirkungsweise der Stoffe in Beziehung zur Plasmabeschaffenheit als Erklärung der so stark verschiedenen Temperaturvariation der Giftigkeit und des „Ganges" der Temperaturkoeffizienten hingewiesen. Da wir also annehmen müssen, dass unter gleichen physikochemischen Zustandsänderungen verschiedener Giftlösungen es die temperaturbedingten Zustandsänderungen des plasmatischen Systems sind, die der Giftwirkung des betreffenden Stoffes je nach dessen chemischem Charakter und spezifischer Wirksamkeit mehr oder minder bei Temperaturerhöhung förderlich sind, wodurch der verschiedene Gang sowie die absolute Veränderung der Temperaturkoeffizienten zustande kommt — Verhältnisse, die bei Stoffen, die sich bei Temperaturerhöhung rein physikochemisch stark verschieden verhalten, noch ausgeprägtere Unterschiede im Verhalten der Temperaturkoeffizienten der Lebensdauer im Gefolge haben werden —, so wäre von diesen Gesichtspunkten aus die systematische Untersuchung der Anionen- und Kationenreihe in ihrem Verhalten hinsichtlich der Temperaturkoeffizienten ihrer Giftigkeit von hohem Interesse für die Vorstellungen, die wir uns überhaupt über die spezifische Wirksamkeit der verschiedenen Ionen bzw. undissoziierten Moleküle auf das Plasma zu machen haben.

III. Temperatur und Konzentration im Zusammenhange und in ihrer Wechselwirkung auf den Grad der Giftigkeit betrachtet.

Bei Betrachtung der Kurven auf Tafel III und IV, welche die Giftigkeitszunahme mit der Konzentration bei verschiedener Tem-

peratur zeigen, wie auch Tabelle I, die alle Ergebnisse im Zahlenmaterial enthält, findet man, dass die Lebensdauerkurve bei 30,5° C. später aufbiegt; besonders deutlich ist das bei NH_4NO_3, CrO_3, Chloralhydrat, $CuSO_4$, HCOOH. Auch die Kurvenkrümmung ist demgemäss weniger stark, sondern mehr abgerundet, auch in den Fällen, in denen sie bei mittlerer Temperatur ziemlich stark gekrümmt ist. Dies ist auch bei den oben genannten Stoffen, gut bei Natriumformiat, Na_2HPO_4, $MgCl_2$, Natriumsalizylat, NaBr, also fast bei allen gezeichneten Kurven, zu sehen. Diese Verhältnisse aber bedeuten nichts anderes, als dass nicht bloss die absolute Giftigkeit in der hohen Temperatur grösser ist, sondern dass auch die Lebensdauer bei Verdünnung weniger zunimmt als in der mittleren Temperatur, so dass also auch relativ grössere Giftigkeit der verdünnten Lösungen im Vergleich zu den konzentrierten bei hoher Temperatur vorliegt. Die Temperatur hat also einen Einfluss auf den Grad der Giftigkeitsabnahme bei Verdünnung, insofern dieser bei mittlerer Temperatur in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ein bedeutenderer ist. Dadurch ist — wenn wir die Ausnahmen, die offenbar Komplikationen darstellen, beiseite lassen — auf ganz anderem Wege eine Stütze für frühere Induktionen gewonnen, denn wir hatten es wahrscheinlich gemacht, dass mit absolut grösserer spezifischer Giftigkeit verschiedener Stoffe eine weniger stark und mehr gleichmässig bogig ansteigende Lebensdauerkurve bei Verdünnung erhalten wird. Da nun bei höherer Temperatur die Giftigkeit desselben Stoffes absolut bedeutend vermehrt ist, wir aber gleichzeitig Abflachung und langsames Ansteigen der Lebensdauerkurve bei Verdünnung beobachten, so ist dadurch eine starke, unabhängige Stütze für die früheren Vermutungen gegeben. Daraus ergibt sich nun natürlich, dass, da die Kurvengestalt je nach der Temperatur verschieden ist, auch die einer Substanz entsprechenden Konstanten der Adsorptionsisotherme für allzu stark verschiedene Temperaturen nicht dieselben sind. Eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse wäre von dem allergrössten theoretischen Interesse[1]).

1) Ähnlich wie sich die Konzentrations-Lebensdauerkurve bei verschiedener Temperatur verschieden gestaltet und demgemäss die Konstanten der Gleichung $\frac{1}{T} = a \cdot c^m$ verschiedene sind, ebenso ist wohl auch der Grad der absoluten Konzentration, innerhalb deren die Verdünnungsexperimente vorgenommen werden,

Auch aus Tabelle I (S. 590 ff.) kann man die geringere Giftigkeitsabnahme mit Konzentrationsverminderung bei 30,5° C. gegenüber 18 und 13° C. unter Zugrundelegung der reduzierten Lebensdauern gut erkennen. Besonders deutlich und auch natürlich um so mehr, je grössere Verdünnungen man untereinander vergleicht, da ja die absoluten Unterschiede immer grösser werden, kann man das sehen bei HCOOH, Pikrinsäure, CH_3COOH, $K_2Cr_2O_7$, KNO_3, NaOH, NH_4NO_3, K_2SO_4, Eisenalaun, $Sr(NO_3)_2$, $FeCl_3$, $CuSO_4$, $(NH_4)_2HPO_4$, $Na_2S_2O_3$, Na_2HPO_4, $FeSO_4$, Chloralhydrat usw. In manchen vereinzelten Fällen ist allerdings typischerweise das Umgekehrte der Fall, so bei $BaCl_2$, $\frac{1}{4}$ K_2CO_3, Na_2CO_4, $NaHCO_3$; vielleicht sind bei den drei letzten, ähnlich gebauten Salzen Dissoziations- bzw. Hydrolysierungsverhältnisse dafür maassgebend. Einzelne Salze gibt es auch, die keinen Unterschied der relativen Konzentrationslebensdauerkurve bei verschiedener Temperatur zeigen. Jedenfalls sind diese Beziehungen viel zu kompliziert, um in unser Schema alle eingefügt zu werden, was aber nicht hindert, dass obige Beziehung in der Mehrzahl der Fälle weitgehende Gültigkeit besitzt.

Da, wie wir eben gesehen haben, die Temperatur Einfluss auf die Art der Giftigkeitsabnahme mit Konzentrationsverminderung ausübt, so wäre auch der umgekehrte Fall denkbar, dass die Konzentration der untersuchten Lösung von Einfluss wäre auf Grösse und Gang der Temperaturkoeffizienten bei verschiedener Versuchstemperatur. Da ich diese Verhältnisse nicht über ein grösseres Temperaturintervall verfolgt habe, vielmehr auf meine zu anderem Zwecke angestellten Messungen der Tabelle I angewiesen bin, so kann ich diese Möglichkeit nicht beweisen. Nichtsdestoweniger gebe ich aber in nachfolgender Tabelle VII die aus der Tabelle I für je ein Temperaturintervall und für die zehn Konzentrationen berechneten Temperaturkoeffizienten Q_{10}. Auf die absolute Grösse der Koeffizienten ist jedoch, da die Messungen bei verschiedener Temperatur bei vielen Stoffen nicht gleichzeitig gemacht wurden, kein Gewicht zu legen. Es scheint mir nun mit aller Reserve, dass tatsächlich in vielen Fällen die Temperaturkoeffizienten eine Vergrösserung bei grösserer Verdünnung erfahren. Da auch das Umgekehrte vorkommt, wären erst noch genauere Untersuchungen über eine diesbezügliche Gesetzmässigkeit anzustellen.

---

für diese Konstanten nicht gleichgültig, sie wären zum Beispiel zwischen 5—15% andere als zwischen 0,01 und 0,1%, manches scheint darauf hinzuweisen.

Tabelle VII.

Temperaturkoeffizienten der Giftigkeit bei verschiedener Konzentration.

Substanz und molare Konzentration	Temp.-Intervall ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
1. **HCOOH** m/10	13—18	2,28	2,25	2,75	2,89	2,25	1,96	1,84	1,29	1,76	2,25
	18—30	1,52	1,57	1,57	1,47	1,59	1,84	1,93	2,08	2,14	2,35
2. **HCl** m/10	13—18	1,61	2,75	3,13	2,34	2,56	3,33	2,92	1,53	2,56	2,25
	18—30	1,90	1,63	1,47	1,49	1,52	1,43	1,59	1,98	1,59	2,14
3. **Pikrinsäure** m/20	13—18	2,56	2,25	1,76	1,48	1,56	1,76	1,76	1,41	1,90	1,48
	18—30	2,14	2,20	2,51	2,87	2,95	3,14	3,41	3,15	3,05	3,31
4. **CH_3COOH** m/10	13—18	2,09	1,32	1,44	1,20	1,69	1,36	1,25	0,47	1,36	1,90
	18—30	1,77	1,28	2,25	2,14	1,94	2,55	2,32	2,20	2,21	2,26
5. **H_2SO_4** m/10	13—18	1.23	1,18	1,14	1,00	1,10	1,44	1,71	1,34	1,87	2,31
	18—30	3,05	2,58	2,66	2,60	2,31	2,24	2,23	2,46	2,07	2,57
6. **HNO_3** m/10	13—18	2,37	1,96	1,79	2,25	2,13	1,76	1,44	2,25	2,56	—
	18—30	2,40	2,48	2,48	2,21	2,35	2,29	2,71	2,71	2,19	—

7. $HgCl_2$ $\frac{m}{10}$	13—18	1,90	2,72	2,19	2,07	2,34	2,52	2,49	3,06	2,95	1,87
	18—30	1,96	1,52	1,75	1,55	1,52	1,54	1,63	1,38	1,33	1,76
8. KNO_2 m	13—18	1,00	1,00	1,34	1,63	1,56	2,25	1,76	1,12	1,10	2,43
	18—30	2,48	2,14	1,76	2,99	1,76	1,76	1,76	1,76	1,76	1,76
9. K_2CO_3 m	13—18	2,34	2,46	2,34	2,99	3,46	3,49	3,53	3,16	3,02	2,85
	18—30	3,37	2,82	2,48	2,14	1,89	1,76	1,68	1,86	1,85	1,84
10. $K_2Cr_2O_7$ m	13—18	1,96	1,12	0,90	1,00	0,92	1,04	1,21	1,44	1,04	1,23
	18—30	1,19	1,47	1,59	1,55	1,68	1,73	1,57	1,59	1,52	1,63
11. KNO_3 m	13—18	2,13	1,82	1,71	1,21	1,30	1,12	1,63	1,16	1,14	1,23
	18—30	1,68	1,55	1,56	1,65	1,63	1,93	1,94	1,81	1,83	2,91
12. Ammoniumkarb. m	18—30	4,00	4,11	3,26	2,59	2,20	1,83	1,66	1,59	1,52	1,76
13. NaOH $\frac{m}{10}$	13—18	1,56	1,48	1,41	1,46	1,84	2,04	2,09	1,76	1,29	1,25
	18—30	1,18	1,22	1,32	1,53	1,40	1,59	1,63	1,96	1,85	1,96
14. CrO_3 $\frac{m}{5}$	13—18	1,48	1,32	1,18	1,23	1,04	1,14	1,25	1,18	1,00	—
	18—30	1,71	1,71	1,65	1,76	2,01	1,90	1,92	1,93	2,05	—
15. Ferrozyankalium $\frac{m}{2}$	13—18	1,56	1,53	1,63	1,51	1,32	1,41	1,44	1,98	1,63	1,32
	18—30	1,59	1,26	1,73	1,76	1,89	1,81	1,76	1,65	1,87	1,70

Tabelle VII (Fortsetzung).

Substanz und molare Konzentration	Temp.-Intervall ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
16. **KBr** m	13—18	1,23	1,32	1,27	1,32	1,44	1,46	1,25	2,31	1,23	1,12
	18—30	1,88	1,70	1,65	1,66	1,64	1,65	1,66	1,38	1,76	1,87
17. **Ferrizyankalium** $\frac{m}{2}$	13—18	1,12	1,12	1,16	1,00	1,06	1,00	1,00	0,78	0,64	0,84
	18—30	2,22	2,09	2,08	2,14	2,14	2,03	2,01	2,17	2,18	—
18. NH_4NO_3 m	13—18	1,32	1,34	1,23	1,41	1,23	1,14	1,23	1,52	1,21	1,00
	18—30	1,59	1,59	1,68	1,72	1,89	1,89	1,45	2,66	2,91	3,84
19. $BaCl_2$ m	13—18	1,96	1,61	1,71	1,63	1,71	2,01	1,98	1,48	1,58	1,29
	18—30	3,89	2,91	2,24	2,14	2,03	2,01	2,08	2,29	1,85	1,36
20. K_2SO_4 $\frac{m}{2}$	18—30	1,27	1,32	1,40	1,52	1,59	1,69	1,55	1,82	2,05	—
21. NH_4Cl m	13—18	2,25	2,46	2,89	2,72	2,75	4,00	3,72	3,76	2,49	4,62
	18—30	1,76	2,01	1,90	1,81	1,68	1,71	1,78	1,73	1,59	1,31
22. **Eisenalaun** $\frac{m}{5}$	13—18	2,07	1,90	3,61	1,90	1,71	1,51	1,48	1,34	1,46	—
	18—30	1,68	1,78	2,01	2,04	2,23	2,25	2,49	2,25	1,76	—

23 $Sr(NO_3)_2$ m	13—18 18—30	1,90 1,07	2,46 1,02	2,19 1,13	1,58 1,33	1,51 1,37	1,12 1,57	1,10 1,63	1,44 1,47	1,27 1,40	— 1,93
24. $NaNO_2$ m	13—18 18—30	1,48 1,68	1,53 1,77	1,21 2,07	1,63 2,04	1,98 1,96	1,87 2,14	2,25 2,04	1,63 1,94	1,90 2,04	1,36 1,63
25. Na_2CO_3 m	13—18 18—30	1,39 3,53	1,71 2,60	1,69 2,60	1,74 2,45	1,69 2,49	1,29 2,35	2,10 2,64	1,02 2,91	1,10 2,55	— 2,07
26. $FeCl_3$ m	13—18 18—30	2,01 1,89	2,11 1,89	2,62 1,90	2,95 1,92	2,89 1,91	2,89 1,94	3,55 1,90	4,84 1,40	1,76 2,49	1,84 2,29
27. $CaCl_2$ m	13—18 18—30	2,68 2,08	2,82 1,59	2,10 1,69	1,76 1,92	1,69 1,77	1,56 1,87	2,75 1,92	4,00 2,35	1,66 2,08	2,37 —
28. $(NH_4)_2SO_4$ m	13—18 18—30	1,39 1,97	1,41 1,94	1,44 1,94	1,36 1,77	1,25 1,61	1,10 1,49	1,46 1,55	1,76 1,52	1,16 2,06	1,14 2,08
29. NaBr m	13—18 18—30	1,44 1,45	1,48 1,52	1,39 1,59	1,63 1,55	1,93 1,59	1,56 1,32	2,10 1,65	2,25 1,52	4,28 1,66	— 1,22
30. $CuSO_4$ m	13—18 18—30	2,91 1,48	3,27 1,43	2,85 1,57	2,10 1,82	2,07 1,90	1,96 1,45	1,51 2,30	0,83 4,08	1,56 4,42	1,44 4,14
31. $(NH_4)_2HPO_4$ m	13—18 18—30	1,00 2,47	1,00 3,00	1,00 2,63	1,00 2,66	1,00 2,62	1,02 2,76	1,00 3,08	1,06 3,51	1,02 4,27	— 4,00

Tabelle VII (Fortsetzung).

Substanz und molare Konzentration	Temp.-Intervall ° C.	1,0	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
32. $NaHCO_3$ m	13—18 18—30	1,21 2,14	1,44 1,97	1,29 1,76	1,53 1,53	1,96 2,29	1,96 1,19	2,28 1,14	2,25 1,33	0,72 1,76	— —
33. $MgCl_2$ m	13—18 18—30	1,32 1,96	1,25 1,96	1,14 1,81	1,12 1,65	1,23 1,51	1,34 1,45	1,76 1,30	1,79 1,36	1,53 1,24	— 1,68
34. $Na_2S_2O_3$ m	13—18 18—30	2,85 1,58	4,00 1,51	3,61 1,56	2,92 1,66	2,62 1,63	2,25 1,32	1,96 1,84	2,25 1,94	1,71 1,74	— 2,84
35. Na_2SO_3 m	18—30	2,01	1,97	2,18	2,35	2,35	2,40	2,38	2,58	2,75	4,08
36. $ZnSO_4$ m	13—18 18—30	1,51 1,58	2,16 1,63	1,96 1,53	1,71 1,51	2,13 1,52	2,07 1,58	1,84 1,57	1,82 1,70	— 1,00	— —
37. Na_2HPO_4 m	13—18 18—30	1,84 2,08	1,82 2,22	1,71 2,24	1,61 2,28	1,63 2,35	1,58 2,37	1,34 2,71	1,21 2,33	3,13 2,28	— —
38. $MgSO_4$ m	13—18 18—30	1,44 1,85	1,23 2,02	1,36 1,89	1,56 1,76	1,63 1,30	1,44 1,50	1,23 1,02	1,96 1,15	— —	— —

39. $FeSO_4$ m	13—18	1,49	1,66	1,82	1,82	1,32	1,48	1,79	—	—	—
	18—30	1,65	1,60	1,59	1,59	1,81	1,94	1,90	1,99	—	—
40. Chloralhydrat m	13—18	2,75	2,56	2,25	2,25	1,58	1,34	1,46	1,76	1,69	1,76
	18—30	1,63	1,35	1,76	1,81	2,17	2,24	2,35	2,14	2,24	2,89
41. Salizylsaures Natr. m/2	13—18	1,53	1,82	2,04	1,79	1,76	1,46	1,34	1,46	—	—
	18—30	2,28	2,19	2,02	2,20	2,40	2,31	2,36	2,44	—	—
42. Natriumformiat m	13—18	1,76	1,79	1,87	2,01	2,01	2,01	1,96	1,63	2,01	—
	18—30	2,71	2,41	2,27	2,05	2,14	2,20	1,76	1,89	2,48	—
43. Bernsteinsaures Natrium m	13—18	1,56	1,58	1,63	1,58	1,87	1,82	1,76	1,16	1,21	—
	18—30	2,15	2,18	2,17	2,07	1,96	1,81	1,71	1,85	2,06	—
44. Glyzerin 3 m	13—18	1,32	1,00	0,84	1,00	1,27	1,00	0,47	—	—	—
	18—30	1,45	1,59	1,71	1,76	1,76	1,92	2,29	1,98	1,76	—

Bevor wir nun noch kurz Temperatur und Konzentration im Zusammenhange auf Grund einer Formel betrachten, möchte ich an der Hand beifolgender Fig. 3 die typischen Unterschiede vom Kurvenverlauf bei Temperatur bzw. Konzentrationsveränderung am Beispiele des $CaCl_2$ erläutern.

Auf der Abzcissenachse ist die Temperatur bzw. Konzentration in steigendem Sinne sowohl in den gewöhnlichen Zahlenwerten

Fig. 3. Giftigkeitskonzentrations- und Temperaturkurven für $CaCl_2$. — Kurve *1*: Temperatur (0—35,5° C.), Lebensdauer. — Kurve *2*: Konzentration (1,0—0,1 mol), Lebensdauer. — Kurve *3*: Temperatur (0—35,5° C.), Logarithmen der Lebensdauer. — Kurve *4*: Konzentration (1,0—0,1 mol), log Lebensdauer. — Kurve *5*: log Konzentration, log Lebensdauer. — Kurve *6*: log Temperatur (0—35,5° C.), log Lebensdauer.

als auch logarithmisch aufgetragen zu denken. Die Lebensdauer ist in gewöhnlichen Zahlen und logarithmisch in zunehmender Grösse auf der Ordinatenachse aufgetragen. Kurven *1* und *2*, erstere die Abhängigkeit der Lebensdauer von der Temperatur, letztere von der Konzentration zeigend, veranschaulichen sehr gut den entsprechend auch der verschiedenen Form der Gleichungen typischen Unterschied

beider Beeinflussungen, der in gleicher Weise zum Beispiel auch aus den Kurven Warren's[1]) und Dernoscheck's hervorgeht. Die Temperaturkurve (wie wir sie kurz nennen wollen) ist schwach und im ganzen Verlaufe mehr gleichmässig gebogen, die Konzentrationskurve ist je nach dem gelösten Stoff bald stärker oder schwächer gekrümmt, aber jedenfalls ausgesprochen mit einer Hauptkrümmung in der Mitte entsprechend der kritischen Konzentration. Kurve *3*, die weitgehend genau durch eine Gerade repräsentiert wird, wird erhalten, wenn man bei unveränderter Temperatur die Lebensdauer logarithmiert entsprechend unserer Gleichung: $\log \frac{T_0}{T_t} = at$. Geht man ebenso jedoch bei der Konzentrationskurve vor, so erhält man die Kurve *4*, mit der sich gar nichts anfangen lässt. Noch weniger erreicht man, wenn man bei unveränderter Konzentration den log der Lebensdauer und Konzentration aufträgt, denn dann resultiert Kurve *6*, aus der sich wieder keine Gleichung ableiten lässt. Aber auch die Konstruktion der Konzentrationsversuche nach der logarithmierten Adsorptionsisotherme, also $\log \frac{1}{T} = \log k + m \cdot \log c$, wobei beide variablen Faktoren logarithmiert werden, gibt, wiewohl ein weit besseres, so doch, in unserem Falle wenigstens, immer noch nicht ganz befriedigendes Bild, denn Kurve *5* weicht doch ganz typisch, und ohne dass man deshalb Versuchsfehler heranziehen dürfte, von einer Geraden ab. Man kann aber in Ermanglung eines besseren Ausdruckes — denn auch die neue Ostwald'sche Formel vermöchte hier nicht viel auszurichten —, doch die Adsorptionsisotherme als genäherten Ausdruck dieser Verhältnisse in allen Fällen betrachten, denn in vielen gilt sie ja genau.

Unter der angenäherten Voraussetzung, dass unsere beiden Formeln für das jeweilige Geschehen Geltung besitzen, können wir nun offenbar in erster Annäherung folgende Formel ableiten: $\log \frac{1}{T} = At \log c$, die die Lebensdauer im Zusammenhange mit Temperatur und Konzentration betrachtet. Daraus berechnet sich: $\log c = \frac{\log \frac{1}{T}}{At}$; $t = \frac{\log \frac{1}{T}}{A \log c}$, worin A eine Konstante bedeutet. Es besteht

1) E. Warren, Quart. Journ. of microscop. Science, 1900.

kein Zweifel, dass sich mit Zuhilfenahme weiterer Konstanten eine grössere Genauigkeit wird erzielen lassen.

Mit dieser Gleichung kann man also, wenn einmal die Konstante für einen Stoff empirisch bestimmt ist, für eine beliebige andere Konzentration und physiologische Temperatur die zugehörige Lebensdauer berechnen und überhaupt je eine Unbekannte bei Bekanntheit zweier anderer Grössen. Aber die Gleichung gilt eben nur sehr angenähert, für manche Stoffe besser, für andere schlechter, denn einmal gelten die beiden Fundamentalgleichungen, aus denen sie zusammengesetzt ist, jede für sich selbst nicht genau, besonders die Temperaturgleichung reicht oft infolge des typischen Ganges der Koeffizienten nicht aus. Ein weiterer Grund aber ist der, dass, wie wir früher gesehen haben, sowohl die Höhe der gewählten Temperatur Einfluss auf den Ablauf der Konzentrationsgiftigkeitskurve hat, als auch anderseits bei verschieden gewählter Konzentration der Auflauf der Temperaturgiftigkeitskurve vielleicht ein anderer ist. Also sowohl Adsorptionsgleichung als wahrscheinlich Temperaturgleichung gilt, selbst wenn wir ihre Vollkommenheit dem jeweiligen Geschehen gegenüber voraussetzen, infolge der erwähnten Beziehungen nur für eine bestimmte Temperatur bzw. Konzentration, und die Konstanten, die man errechnet, gelten streng demgemäss auch nur für diese Untersuchungstemperatur bzw. Konzentration. Demnach ist klar, dass auch unsere Kombinationsformel, weil sie eben einen unmittelbaren Übergang von Temperatur zum Konzentrationseinfluss herstellen will, infolge dieser Verhältnisse nicht streng gelten kann. Jedoch ist nicht zu zweifeln, dass man auf Grund geeigneter Experimente, die zunächst einen Stoff bei sehr verschiedenen Konzentrationen und jede dieser Konzentrationen bei sehr verschiedenen Temperaturen zu untersuchen hätten, diese Gleichung wird vollkommener machen können.

Suchen wir, um unsere Formel zu erproben, aus dem Zahlenmaterial der Tabelle I mehrere Lebensdauern heraus, die für verschiedene Temperatur und Konzentration gelten, und bestimmen wir daraus die Konstante A unserer Gleichung. Wir erhalten so für einige Stoffe folgende Werte, indem der Einfachheit halber die Einheit der Lebensdauer gleich 1000 (also $\frac{1000}{T}$) und die Einheit der Konzentration in unseren Tabellen (1,0) gleich 10 gesetzt wurde, so dass wir nur mit Zahlen grösser als Eins operieren. Die folgenden Werte

sind auf Grund zahlreicher Berechnungen an verschiedenen Lebensdauern, Temperaturen und Konzentrationen gewonnen, auch die mittlere Variationsbreite für A ist meist angegeben. Die Genauigkeit der Gleichung ist für verschiedene Stoffe eine ziemlich verschiedene.

Substanz	Konstante A
KBr	0,120—0,150
$BaCl_2$	0,102—0,130
HCOOH	0,09 —0,11
CH_3COOH	0,07
Chloralhydrat	0,064—0,090
$MgCl_2$	0,045—0,052
Pikrinsäure	0,037
$NaHCO_3$	0,047—0,049
$MgSO_4$	0,005—0,010

Die Substanzen sind ihrer absoluten Giftigkeit nach in absteigender Reihenfolge geordnet, und man sieht — wie ja selbstverständlich —, dass die Konstante A sich ihrer Grösse nach ebenso verhält, also mit steigender Lebensdauer abnimmt.

Ergebnisse.

1. Die Gestalt der Konzentrationsgiftigkeitskurve, das heisst jener Kurve, die die Lebensdauer der betreffenden Konzentration zugeordnet enthält, gehorcht bei verschiedenen Stoffen in sehr verschieden guter Weise der Adsorptionsisotherme. Für die Gestalt und den spezifischen Verlauf dieser Kurve bei verschiedenen Stoffen wird der Grad der spezifischen Giftigkeit der betreffenden Substanz verantwortlich gemacht. Bei an sich schwach giftigen Stoffen wirkt in hoher Konzentration dennoch der osmotische Druck stark lebensdauerverkürzend, und auf seinem Auftreten als giftigkeitsbestimmender Faktor oberhalb einer bestimmten Konzentration beruht die als kritisches Konzentrationsgebiet auf den Kurven dieser Substanzen bekannte plötzliche Kurvenkrümmung.

Im Anschluss daran wird näher auf diese Verhältnisse eingegangen. Die Giftigkeitsreihenfolge der Stoffe ist besonders in der Anionenreihe und der Reihe der einwertigen Kationen mit den bekannten Reihen übereinstimmend.

2. Infolge der verschieden starken Abnahme der Giftigkeit verschiedener Stoffe bei Verdünnung kommt es nicht nur zu einer starken Veränderung der Giftigkeitsreihenfolge vieler

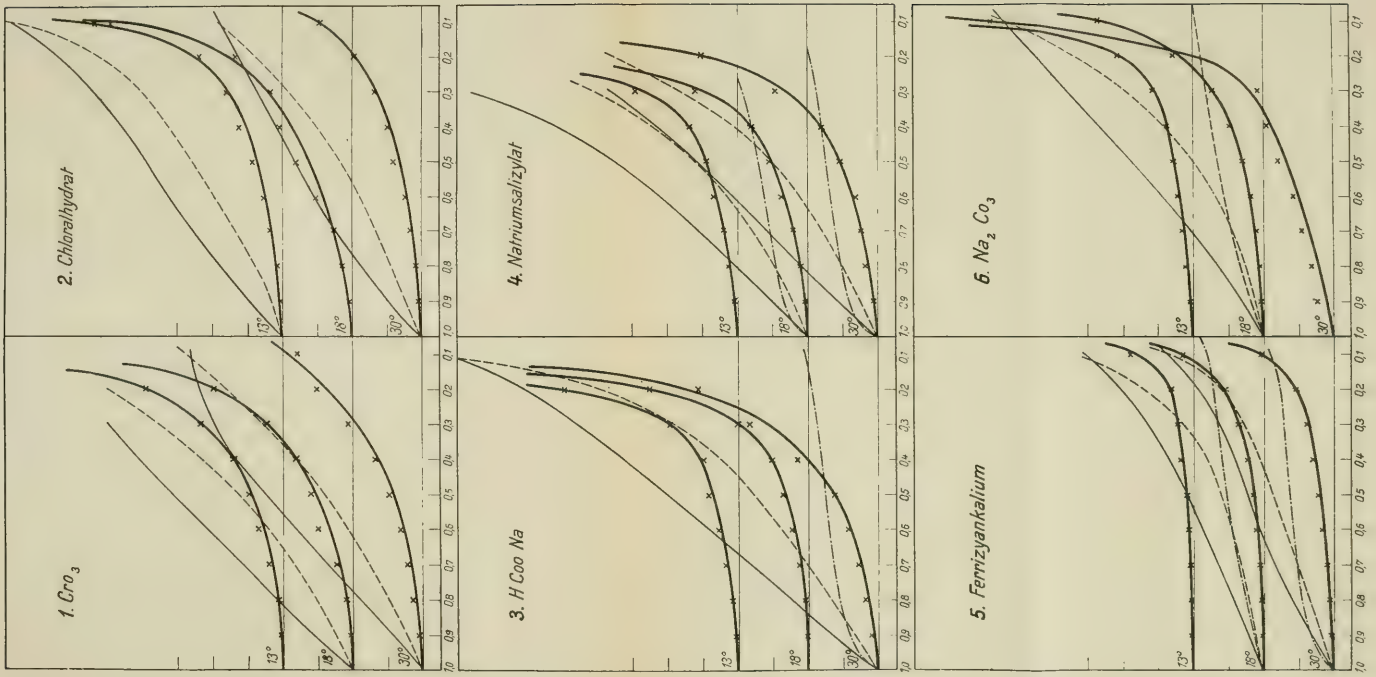
Stoffe bei hoher und niederer Konzentration, sondern es können sogar vielleicht Salze mit gleichem Kation ihre Reihenfolge vertauschen. Stoffe mit stark verschiedenem Konzentrationsgiftigkeitsquotienten verändern demnach bei Verdünnung ihre relative Giftigkeit zueinander stark, solche mit gleichem oder ähnlichem nicht bzw. schwach. Inwiefern für diese Quotientenunterschiede vielleicht die spezifische Konstitution der wirksamen Ionen verantwortlich zu machen ist, bleibt zu untersuchen.

3. Eine einfache Formel für die Temperaturgiftigkeitskurve wird angegeben, deren verschiedene sich ergebende Konstanten bei verschiedener Temperatur jedoch die Unzulänglichkeit dieser sowie jeder Formel diesbezüglich zeigen.

Einer eingehenderen Analyse werden die Verhältnisse der absoluten Grösse der Temperaturkoeffizienten (Q_{10}) und ihr eigentümlicher „Gang", der offenbar je nach Material, physiologischem Zustand und untersuchter Substanz ein verschiedener ist, unterworfen, auf Grund einer Untersuchung der etwa für dieses Verhalten in Betracht kommenden temperaturbedingenden Veränderungen, die man offenbar in solche einteilen kann, die in der Giftlösung selbst, im lebenden System und in den Beziehungen beider aufeinander gegeben sind. Besondere Beachtung verdienen die oft hohen Werte für Q_{10} bei den höchsten und niedersten Temperaturen, zu deren Erklärung kompliziertere physiologische Veränderungen im lebenden System, die gerade bei Temperaturveränderungen in diesen Gebieten besonders rasch sich vollziehen, verantwortlich gemacht werden.

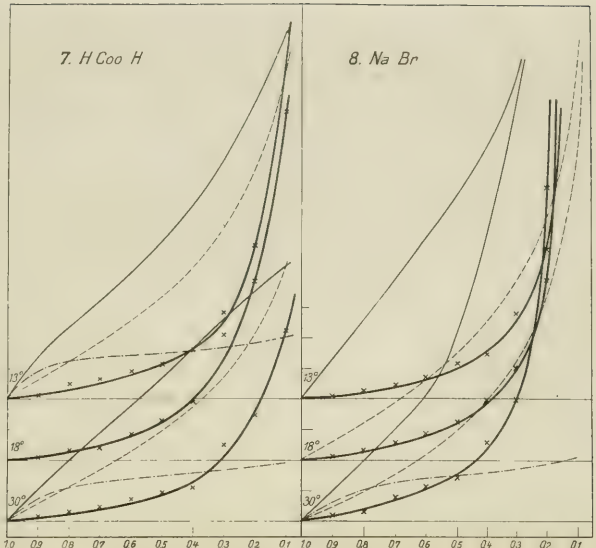
4. Gemäss der von Substanz zu Substanz stark verschiedenen Temperaturkoefffzienten und Temperaturgiftigkeitsquotienten, die in der verschieden starken Giftigkeitsveränderung mit der Temperatur ihren Ausdruck finden, kommt es auch zu einer mehr oder minder starken Verschiebung der relativen Giftigkeit der Stoffe untereinander. Stoffe mit gleichem Temperaturgiftigkeitsquotienten behalten ihr Giftigkeitsverhältnis bei verschiedener Temperatur bei, solche mit verschiedenem ändern es.

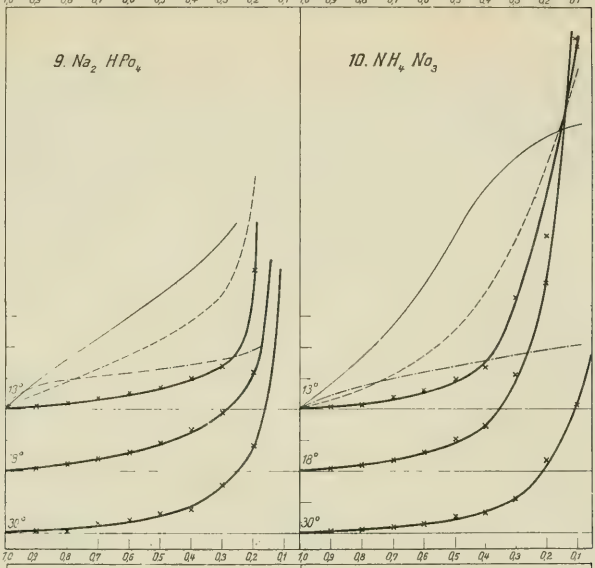
5. Die Gestalt der Konzentrationsgiftigkeitskurve ist bei jeweils verschiedener Temperatur eine verschiedene, indem höhere Versuchstemperatur ein langsameres Ansteigen der Lebensdauer bei Verdünnung im allgemeinen bedingt. Demgemäss werden die Adsorptionsformelkonstanten bei verschiedener Temperatur offenbar verschieden sein.

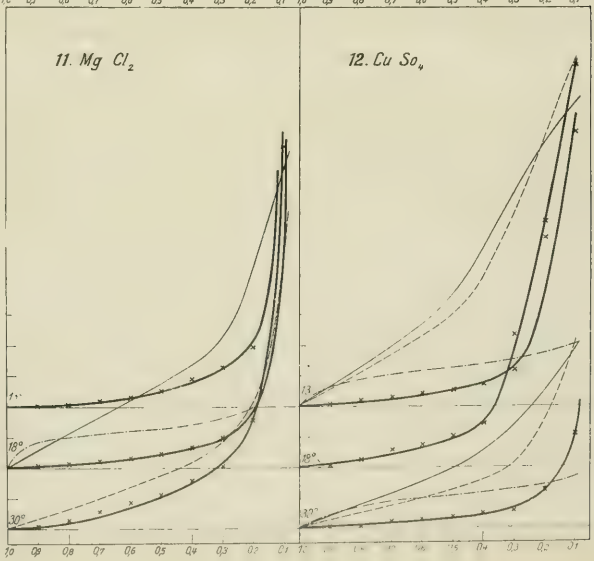


Verlag v. Martin Hager, Bonn

Lith. Anst. v. F. Wirtz, Darmstadt


7. H Coo H
8. Na Br
13°
18°
30°
1.0 0.9 0.8 0.7 0.6 0.5 0.4 0.3 0.2 0.1


9. Na_2 HPo_4
10. NH_4 No_3
13°
18°
30°
1.0 0.9 0.8 0.7 0.6 0.5 0.4 0.3 0.2 0.1


11. Mg Cl_2
12. Cu So_4
18°
30°

6. Auch die Temperaturkoeffizienten scheinen in ihrer Grösse durch dis Konzentration der Untersuchungsflüssigkeit beeinflusst zu werden.

7. Schliesslich wird eine gemeinsame Formel, die Konzentration, Temperatur und Lebensdauer umspannt, angegeben auf Grund einer Kombination der Spezialformeln für Konzentration bzw. Temperatur. Da jedoch diese Einzelformeln jede für sich in ihrem Bereiche nicht streng gelten (besonders die Temperaturformel nicht wegen des „Ganges" von Q_{10}), ausserdem bei verschiedener Temperatur bzw. Konzentration die Adsorptionsformel bzw. die Temperaturformel wahrscheinlich andere Konstanten ergeben, wie wir in Nr. 5 und 6 erwähnt haben, so kann auch die gemeinsame Formel nur sehr angenähert und jedenfalls in sehr verbesserungsfähiger Weise die Messungsergebnisse darstellen. Die Genauigkeit ist auch hier, wie nach dem Früheren zu erwarten, für verschiedene Substanzen eine recht verschiedene.

Biochemische Wirkungen des Lichtes.

Von

Dr. med. **Fritz Schanz,** Augenarzt in Dresden.

(Hierzu Tafel I und II.)

Das Licht verändert die Struktur der Eiweisskörper in dem Sinne, dass aus leicht löslichen schwerer lösliche werden, das lehren Beobachtungen an der Linse des Auges. An bis zur Chlorfreiheit dialysierten Eiweisslösungen konnte ich dies auch experimentell feststellen. Neuberg und Schwarz[1]) haben dagegen behauptet, dass die von mir experimentell an den Eiweisslösungen mit Licht erzeugten Zustandsänderungen nicht durch die Veränderungen der Eiweisskörper, sondern durch die Veränderung der auch dem dialysierten Eiweiss noch anhaftenden Begleitstoffe bedingt seien. Spuren von Eisen machen nach Neuberg's Ansicht die organischen Substanzen, die im reinen Zustand praktisch lichtunempfindlich sind, in hohem Maasse lichtempfindlich. Er nimmt an, dass auch die Eiweissstoffe praktisch lichtunempfindlich sind, und dass Eisen und andere Überträger der Lichtenergie sie erst photosensibel machen. Ausser dem Eisen kämen auch Zuckerreste in Frage, die dem bis zur Chlorfreiheit dialysierten Eiweiss noch anhaften. Von ihnen wäre anzunehmen, dass sie sich im Lichte zersetzen und Säure bilden. Die dadurch bedingte Abnahme der Alkalinität könne die von mir beschriebenen Zustandsänderungen veranlassen. In der Natur gibt es kein chemisch reines Eiweiss im Sinne Neuberg's, überall steht es durch Lösungsmittel in enger Beziehung zu anderen chemischen Stoffen, und es ist für die experimentelle Forschung schon wertvoll, Mittel zu kennen, durch die wir solche Zustandsänderungen an den Eiweisslösungen dem Auge sichtbar machen

1) Berliner klin. Wochenschr. 1917 Nr. 4.

können. Das von mir angegebene Verfahren behält daher seine Bedeutung, ganz gleich, ob die Zustandsänderung durch die Veränderung der Eiweisskörper selbst oder seine untrennbaren Begleitstoffe bedingt wird. Ich selbst bin der Meinung, dass sowohl die Eiweisskörper als auch ihre Begleitstoffe durch Licht Veränderungen erleiden, soweit sie imstande sind, dieses zu absorbieren. In meiner Arbeit: „Weiteres zur Lichtreaktion der Eiweisskörper“ [1]) habe ich Spektren abgebildet, die zeigen, wie die Eiweisslösung und die von Neuberg angegebenen Begleitstoffe das Licht absorbieren. Keiner der von ihm angegebenen Begleitstoffe hat ein Absorptionsvermögen, das ausreicht, um die Absorption, die dialysierte Eiweisslösungen zeigen, zu erklären. Das Eiweiss selbst absorbiert in hohem Maasse die kurzwelligen Strahlen, es fängt, wie die gelbliche Farbe der Lösung erkennen lässt, schon in Blau und Violett an zu absorbieren, und jenseits der Grenze der Sichtbarkeit (bei λ 400 $\mu\mu$) wird die Absorption ganz besonders intensiv. Weder Eisen-, noch Zuckerlösungen in Konzentrationen, die hier in Frage kommen, vermögen so ausgiebig wie die Eiweisslösungen das Licht zu absorbieren.

Da man mit den dem dialysierten Eiweiss untrennbar anhaftenden Begleitstoffen allein nicht experimentieren kann, so habe ich mit einem Begleitstoff, dessen Zersetzung im Lichte bekannt ist, der eisenfrei und auch sonst chemisch rein zur Verfügung steht, Versuche daraufhin angestellt, wie die Zersetzung dieses Stoffes die Lichtreaktion der Eiweisskörper beeinflusst. Aceton findet sich bei Zuckerkrankheit in den Geweben des menschlichen Körpers. Bei Zuckerkranken finden sich häufig Trübungen der Linse, die sich dadurch vor allem von den anderen Starformen unterscheiden, dass sie in frühem Alter auftreten und sich rasch entwickeln. In meiner Arbeit: „Die Entstehung des Zuckerstars“ [2]) habe ich gezeigt, wie neben dem Zucker vor allem das Aceton die Lichtwirkung auf das Linseneiweiss steigert. Das Vorkommen des Acetons in der Linse bei Zuckerkranken ist nachgewiesen. Ich hielt deshalb diesen Stoff als Begleitstoff des Eiweisses für meine Versuche besonders geeignet.

Drei Serien von je vier gleichen Quarzröhrchen wurden mit je 15 ccm derselben Eiweisslösung gefüllt. In jeder Serie wurde dem

1) Pflüger,s Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 169 S. 82.
2) v. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie Bd. 91.

ersten Röhrchen kein Aceton, dem zweiten 0,5 ccm $^2/_1$ molare Acetonlösung, dem dritten 2,0 ccm, dem vierten 5,0 ccm derselben Lösung zugesetzt. Dann wurden die Röhrchen so mit Wasser aufgefüllt, dass jedes 20 ccm Versuchsflüssigkeit enthielt. Die erste und zweite Serie kamen zur Besonnung auf das Dach, die dritte wurde in den Wärmeschrank bei 38° C. dunkel gestellt. Desgleichen wurde eine Probe der verwandten Acetonlösung in einem Quarzröhrchen neben die belichteten Serien gelegt, eine andere dunkel und warm gestellt. Nach 4 Tagen Belichtung wurden die Proben vergleichsfähig gemacht. In das erste Röhrchen jeder Serie kamen 5,0 ccm derselben Acetonlösung, in das zweite 4,5 ccm, ins dritte 3,0 ccm und in das vierte keine Acetonlösung. Dann wurden die Röhrchen mit destilliertem Wasser so aufgefüllt, dass in jedem 15 ccm Eiweiss, 5 ccm Aceton und 5 ccm Wasser war. Es wurde nur insofern ein Unterschied gemacht, als in der Serie 1 und 3 mit belichtetem, in der Serie 2 mit unbelichtetem Aceton ausgeglichen wurde.

In der ersten Serie enthielt also jedes Röhrchen ausser dem Eiweiss und Wasser 5 ccm belichtetes Aceton. Aus den Röhrchen wurden gleiche Mengen entnommen und, wie ich dies früher[1]) angegeben habe, mittelst der Ammoniumsulfat- und Kochsalz-Essigsäureprobe verglichen. Wäre die Zersetzung des Acetons allein die Ursache der Zustandsänderung in der Eiweisslösung, so hätten bei dieser Serie in allen Röhrchen gleichzeitig die Niederschläge auftreten müssen. Bei der zweiten Serie war mit unbelichtetem Aceton ausgeglichen worden, es befand sich also in diesen Röhrchen das belichtete Aceton in ansteigender Menge, es musste also mit der Zunahme der Zersetzungsprodukte ein Anstieg der Reaktion erwartet werden. Die dritte Serie war nicht belichtet, es waren aber mit belichtetem Aceton die Proben vergleichsfähig gemacht worden. Diese Serie enthielt also das belichtete Aceton in absteigenden Mengen. Man hätte, wenn die Zersetzungsprodukte des Acetons die Zustandsveränderung bedingen, einen Abfall der Reaktion erwarten müssen. Was trat ein? In der ersten Serie fand sich ein deutlicher Anstieg der Reaktion, desgleichen in der zweiten, und in der dritten trat bei dem Zusatz der zehnfachen Essigsäure- und bei der sechsfachen Ammoniumsulfatmenge erst ein ganz geringer Nieder-

1) F. Schanz, Lichtreaktion der Eiweisskörper. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 164.

schlag auf, an dem ein Anstieg oder Abfall der Reaktion nicht zu erkennen war. In der ersten und zweiten Serie war also entsprechend der mitbelichteten Acetonmenge ein Anstieg der Reaktion eingetreten. Dass das eine Mal mit belichtetem, das andere Mal mit unbelichtetem Aceton ausgeglichen war, kam in der Reaktion nicht zum Ausdruck. Die dritte Serie war unbelichtet, es kam erst bei Zusatz einer zehnmal grösseren Essigsäure- und einer sechsmal grösseren Ammoniumsulfatmenge ein leichter Niederschlag zum Vorschein, der einen Einfluss der zugesetzten belichteten Acetonmenge nicht erkennen liess. In der Zeit, die hier belichtet war, hat, wie andere Versuche zeigten, in dem Aceton auch bei Tageslicht der Zerfall schon begonnen. Wenn er hier bei den Reaktionen nicht zum Ausdruck kam, so dürfte dies daran gelegen haben, dass die Mengen der Zerfallsprodukte noch zu gering waren.

Der Versuch zeigt also, dass die Zustandsänderungen, die das Licht in den Eiweisslösungen erzeugt, nicht auf die Zersetzung des Acetons zurückzuführen ist, sondern dass die durch das Licht bedingte Veränderung an der Eiweisslösung durch die Anwesenheit des Acetons gesteigert wird.

Bemerkt sei noch, dass bei allen meinen Versuchen steril gearbeitet wurde. Wenn es in der allerersten Zeit, wo ich solche Versuche ausführte, vorkam, dass sich Eiweisslösungen bei der Prüfung nicht mehr steril erwiesen, so wurden solche Versuche ausgeschieden, und es wurde nicht weitergearbeitet, bis nicht die Methode der Herstellung so weit ausgebildet war, dass alle Proben bis zur Beendigung des Versuches steril blieben. Es sei dies besonders hervorgehoben, da Neuberg[1]), um meine Arbeiten zu entkräften, Versuche mitteilt, wo die Sterilität bei dem Abschluss des Versuches nicht mehr bestand.

Wenn chemische Stoffe durch Licht zersetzt werden, so ist es erforderlich, dass sie Licht absorbieren. Aceton ist eine wasserklare Flüssigkeit. Sichtbare Strahlen können an der Zersetzung nicht beteiligt sein. Man muss annehmen, dass das Absorptionsgebiet im Bereich der unsichtbaren Strahlen liegt. Von vielen organischen Stoffen, deren Lösungen dem Auge völlig klar erscheinen, sind die Zersetzungsprodukte, die sich im Licht bilden, beschrieben, aber über das Lichtabsorptionsvermögen dieser Stoffe finde ich keine An-

1) l. c.

gaben. Mir kam es deshalb darauf an, festzustellen, welche Strahlenarten beim Aceton diese Zersetzung bedingen.

Ich habe Reagenzröhrchen mit molaren Acetonlösungen, die geprüft waren, ob sie eisenfrei und völlig neutral waren, voll gefüllt, habe die Röhrchen mit Stöpseln verschlossen, die zweifach durchbohrt waren. Durch die Bohrungen waren zwei Glasröhrchen eingeführt, um das Gas, das sich unter Lichteinwirkung bilden würde, am Ende des Versuches ableiten zu können. Das eine Rohr war abgeklemmt, das andere als Steigrohr kapillar ausgezogen. Diese Reagenzröhrchen wurden verkehrt in der Nähe einer Quarzlampe aufgestellt und ihr Standort während der Belichtung so gewechselt, dass alle Röhrchen gleiches Licht erhielten. Das eine Röhrchen war aus Quarzglas, das zweite aus gewöhnlichem Glas, und bei der dritten Probe war vor einem Röhrchen aus Quarzglas eine Glasplatte aus Euphosglas aufgestellt. Das Euphosglas beginnt in Blau zu absorbieren und absorbiert das Ultraviolett vollständig. Bei diesem Röhrchen wirkten also nur langwellige Strahlen bis zur Grenze der Sichtbarkeit (λ 400 $\mu\mu$) auf das Aceton, während in dem Röhrchen aus gewöhnlichem Glas Strahlen bis etwa λ 300 $\mu\mu$ wirksam waren, und im Quarzröhrchen Licht bis λ 200 $\mu\mu$ auf die Acetonlösung einwirkte. Nach 26 Stunden Belichtung war im Röhrchen hinter dem Euphosglas noch keine Gasentwicklung, im Glasrohr betrug sie etwa 1,5 ccm, im Quarzrohr etwa 12,0 ccm. Auf Aceton wirkt also nur ultraviolettes Licht, und von dem Licht, das absorbiert wird, lässt sich mit der erhöhten Menge eine erhöhte Wirkung feststellen. Das Tageslicht enthält in Intensitäten, die hier in Frage kommen, bei uns nur Strahlen bis gegen λ 300 $\mu\mu$. Es entspricht also etwa dem Lichte, das in dem Glasröhrchen auf das Aceton eingewirkt hat. Es wurde eine Quarzröhre mit derselben Acetonlösung dem Tageslicht ausgesetzt und festgestellt, dass es im Tageslicht auch Gas entwickelt. Aceton ist also auch bei Tageslicht photosensibel. Die sichtbaren und die ultraroten Strahlen sind an der Zersetzung des Acetons danach nicht beteiligt.

Es wurde nun daran gegangen, den Zerfall des Acetons genauer zu studieren. $^1/_5$ molare Acetonlösungen wurden in Quarzröhrchen dem Licht der Quarzlampe ausgesetzt. Sie waren vorher darauf geprüft, dass sie eisenfrei waren und vollständig neutral reagierten. Vor Beginn des Versuches wurden 5 ccm dieser Lösungen jodometriert. Sie gebrauchten bei Zusatz von 80,0 ccm $^1/_{10}$ n. Jod-

lösung 20,75 ccm $^1/_{10}$ n. Thiosulfatlösung. Nach 8 Stunden Belichtung brauchte dieselbe Menge bei gleichem Jodzusatz 24,6 ccm $^1/_{10}$ n. Thiosulfatlösung und wurde von 0,3 ccm $^1/_{10}$ n. Natronlauge neutralisiert. Nach 28 Stunden Belichtung wurde bei gleichem Jodzusatz 27,95 ccm $^1/_{10}$ n. Thiosulfatlösung verbraucht, und zur Neutralisierung war 1,2 ccm $^1/_{10}$ n. Natronlauge notwendig. Mit fortschreitender Belichtung hatte also die Acetonmenge ab- und die Säuremenge zugenommen. Eine bei 37° C. im Brutschrank warmgestellte Probe erwies sich am Ende des Versuches unverändert.

Dieser wie der vorhergehende Versuch zeigten, dass völlig eisenfreies Aceton unter der Einwirkung des Lichtes, das von ihm absorbiert wird, ziemlich rasch zerfällt, dass es also nicht zu den organischen Substanzen gehört, die nach der Ansicht von Neuberg im chemisch reinen Zustand im praktischen Sinne lichtunempfindlich sind und erst durch einen Überträger der Lichtenergie lichtempfindlich werden.

Um zu sehen, ob Eisensalze den Zerfall des Acetons im Licht beschleunigen, wurde noch folgender Versuch gemacht: 6 Serien von je 3 Quarzröhrchen wurden in folgender Weise beschickt: Jedes erste Röhrchen der Serie bekam 15 ccm eisenfreie 10%ige Acetonlösung und 0,1 ccm einer 1%igen Ferrosulfatlösung, das zweite Röhrchen wurde gefüllt mit derselben Menge Aceton und 0,1 ccm destilliertem Wasser, das dritte erhielt 15 ccm Wasser und 0,1 ccm derselben 1%igen Ferrosulfatlösung. Die Röhrchen wurden mit der Quarzlampe belichtet und darauf gesehen, dass sie in gleichen Zeitabschnitten so umgelegt wurden, dass sie in gleicher Weise der Lichtwirkung ausgesetzt waren. Gleichzeitig wurden zwei Quarzrohre wie bei dem ersten Versuch zur Beobachtung der Gasentwicklung daneben aufgestellt, das eine enthielt reine Acetonlösung, im anderen war derselben $^1/_{10}$%ige Ferrosulfatlösung zugesetzt. Von den sechs Serien wurde jeden Tag eine azidimetriert. Wurde die Azidität des dritten Röhrchens von der des ersten abgezogen, so ergab sich die Azidität des zweiten Röhrchens. Es zeigte sich keine Beschleunigung im Zerfall der Acetonlösung durch die Eisenbeigabe. Auch die Röhrchen zur Beobachtung der Gasentwicklung zeigten keinen Unterschied. Derselbe Versuch wurde nochmals mit demselben Ergebniss ausgeführt, nur wurde statt 1%iger Ferrosulfatlösung eine 2%ige Ferrichloridlösung verwandt.

Diese Versuche haben also auch ergeben, dass Aceton nicht zu

den organischen Körpern gehört, die nach Neuberg erst durch Eisenbeimengungen photosensibel werden oder deren Zersetzung bei Anwesenheit von Eisenspuren beschleunigt wird.

Bei diesem Versuch war zweierlei aufgefallen: Die Azidität hatte nicht in dem Maasse zugenommen, wie nach der beständig fortschreitenden Gasentwicklung erwartet wurde. Aus äusseren Gründen wurde die eine Serie morgens, nachdem sie in der Nacht unbelichtet gestanden hatte, die anderen abwechselnd am Nachmittag azidimetriert. Es zeigte sich, dass die am Morgen untersuchten Serien eine geringere Azidität zeigten als die am Nachmittag untersuchten. Es war in der Zeit, wo die Röhrchen dunkel standen, in der Flüssigkeit ein Säureverlust aufgetreten. Der Umstand, dass die Azidität der Lösung bei länger währender Belichtung nicht mehr zunahm, und dass beim Dunkelstehen während der Nacht ein Säureverlust auftrat, erweckte die Vermutung, dass die Essigsäure, die sich anfangs gebildet, weiter gespalten wird in eine Säure, die in der Nacht aus der Flüssigkeit verschwindet. Es wurde deshalb das Gas aus dem Röhrchen, das zur Beobachtung der Gasentwicklung aufgestellt war, analysiert. Das Röhrchen enthielt 29,0 ccm Gas, davon waren 28,4 Methan und 0,6 Kohlensäure. Aus dem zu der Lösung verwendeten Wasser konnte die Kohlensäure nicht stammen, da dieses vor der Bereitung der Lösung ausgekocht war. Es musste angenommen werden, dass die sich aus Aceton bildende Essigsäure weiter zerfällt in Methan und Kohlensäure. Es wurde, um dies ganz sicherzustellen, Essigsäure allein in gleicher Weise geprüft. 10 %ige eisenfreie Essigsäure in ausgekochtem Wasser wurde in gleicher Weise der Einwirkung des Quarzlichtes ausgesetzt. 28,7 ccm Gas hatte sich entwickelt, die Analyse ergab 20,7 ccm Methan und 7,6 ccm Kohlensäure. Auch hierbei war eine Probe aufgestellt, bei der Essigsäure mit einer Spur Eisensalz versetzt war. Die Gasentwicklung war dieselbe wie bei der eisenfreien Probe. Das Endprodukt der Zersetzung des Acetons durch Licht ist also Methan und Kohlensäure. Geringe Eisenbeimengungen haben auf den Prozess keinen Einfluss.

In gleicher Weise wurde auch Milchsäure, die ich bei meinen früheren Versuchen vielfach verwendet habe, mit und ohne Eisenzusatz untersucht. Neuberg hat angegeben, dass Milchsäure in Acetaldehyd und Kohlensäure zerfällt, während Euler angibt, dass es sich in Aethylalkohol und Methan spaltet. Bei meinem Versuch

hatte sich nach 50stündiger Belichtung 10,4 ccm Gas gebildet, davon waren 2,7 Kohlensäure und 7,7 Methan. In der Lösung hatte sich viel Äthylalkohol gebildet. Der Nachweis desselben wurde mittels Jodoformbildung ausgeführt. Die Angaben von Neuberg erwiesen sich also nicht als richtig. Meine Untersuchungen bestätigen die Angaben Euler's, nur scheint ihm die Bildung der Kohlensäure entgangen zu sein. Ein Unterschied in der eisenhaltigen und der eisenfreien Lösung war nicht zu beobachten.

Auch Äthylalkohol wurden in gleicher Weise dem Licht ausgesetzt, Gas hatte sich 12,3 ccm gebildet. Die Gasanalyse ergab keine Kohlensäure, keinen Sauerstoff, kein Kohlenoxyd, 1,5 ccm Methan, 6,0 ccm Wasserstoff. Durch ein Missgeschick bei der Analyse blieb der Rest unbestimmt.

Diese Versuche zeigten, dass sich bei Lichteinwirkung organische Substanzen in chemisch reinem Zustand ohne Gegenwart von Eisen oder eines anderen Überträgers der Lichtenergie ziemlich rasch zersetzen.

Ein Versuch mit Ameisensäure liess aber deutlich den Einfluss der Eisenbeimengung erkennen. Bei diesem Versuch wurden 2 Quarzröhrchen, die mit $^2/_1$ molarer Lösung reiner Ameisensäure gefüllt waren, neben zwei gleichen Röhrchen, in denen derselben Lösung Spuren von Eisenchlorid beigemengt waren, im Licht der Quarzlampe aufgestellt. Nach 12stündiger Belichtung hatte sich in dem eisenfreien Röhrchen etwa 2 ccm Gas entwickelt, in dem eisenhaltigen etwa 4 ccm. Der Versuch wurde weiter fortgesetzt; Die Gasmenge nahm dann in beiden Proben gleichmässig zu. Die Differenz zwischen denselben war nicht grösser geworden. Das Eisen fand sich als schmutziggrüner Niederschlag am Boden des Gefässes. Das Gas, das sich entwickelt hatte, war Kohlensäure und Wasserstoff.

Zu diesen Belichtungen ist ein Licht verwandt worden, das bei biologischen Prozessen nicht in Frage kommt. Da handelt es sich nur um Wirkungen des Tageslichtes, dieses enthält bei uns Strahlen bis etwa λ 300 $\mu\mu$, während das Licht der Quarzlampe noch Strahlen bis λ 200 $\mu\mu$ enthält. Es war deshalb zu prüfen, ob Tageslicht auch imstande ist, solche Zersetzungen zu erzeugen. Bei Aceton hatte ich in Quarzröhrchen, die dem Tageslicht ausgesetzt waren, dies schon festgestellt. Da nur das Licht wirksam sein kann, das von den Stoffen absorbiert wird, lag mir daran, das Absorptionsbereich der Substanzen, die für biologische Prozesse besondere Bedeutung

haben, zu ermitteln. Zu solchen Untersuchungen ist der Spektrograph mit Glasoptik nicht zu verwenden. Wenn auch dünnes Glas Licht bis gegen λ 300 $\mu\mu$ durchlässt, so ist die Absorption der ultravioletten Strahlen in einem Spektralapparat mit Glasoptik doch so erheblich, dass man damit über die Absorption im Ultraviolett kein sicheres Urteil erlangen kann. Die Untersuchung wurde deshalb mit einem Quarzspektrographen ausgeführt. Auf Tafel I sind Spektren einiger Substanzen wiedergegeben, die damit aufgenommen sind. Am intensivsten absorbiert Acetaldehyd und Aceton, Milchsäure und Jodkalium zeigen geringere Absorption. Auffällig war die geringe Lichtabsorption des Formaldehyds. Acetaldehyd hat von allen Mitteln, die ich untersuchte, den grössten Einfluss auf die Lichtreaktion der Eiweisskörper, während der Einfluss des Formaldehyds auffallend gering ist. Vielleicht kommt diesem Umstand eine besondere Bedeutung im Assimilationsprozess zu. Wie Milchsäure die Lichtreaktion der Eiweisskörper beeinflusst, ist auf Tafel XIV meiner Arbeit „Lichtreaktion der Eiweisskörper" in Bd. 164 dieses Archivs abgebildet. Jodkalium zeigt bei der Lichtreaktion ein eigentümliches Verhalten. Mir scheint, dass gewisse Beobachtungen, die wir bei Jodbehandlung am Auge machen, darin ihre Erklärung finden. Diese Frage soll noch eine besondere Bearbeitung erfahren.

Wenn wir in den Flaschen in unserem Laboratorium keine Veränderung an Substanzen sehen, deren Zersetzung im Licht biologisch von Bedeutung ist, so liegt dies an dem Glas, das dort die ultravioletten Strahlen wiederholt abfängt, ehe sie zu den Substanzen gelangen.

Aus diesen Versuchen scheint sich folgendes zu ergeben: Organische Substanzen, auch in chemisch reinem Zustand, zersetzen sich im Licht, das von ihnen absorbiert wird. Bei Substanzen, die wasserklare Lösungen liefern, liegt das Absorptionsgebiet im Ultraviolett. Wenn Neuberg behauptet, dass die meisten organischen Substanzen in chemisch reinem Zustand und auch die Eiweisskörper praktisch lichtunempfindlich sind, so lehren meine Versuche, dass die für biologische Prozesse besonders wichtigen Substanzen, auch in chemisch reinem Zustand, im Ultraviolett ziemlich rasch sich zersetzen, und dass die Anwesenheit von Eisen oder anderer Überträger der Lichtenergie dabei nicht erforderlich ist. Ich bin im Gegensatz zu Neuberg der Ansicht, dass alle organischen Substanzen lichtempfindlich sind. Bei den farblosen Stoffen liegt der Wirkungs-

bereich im Ultraviolett und bei Stoffen, die im Tageslicht beständig sind, im äusseren Ultraviolett. Je kurzwelliger die Strahlen, desto mehr sind sie imstande, das Gefüge der Moleküle zu zersprengen. Von einigen hochmolekularen Stoffen, die man bis jetzt für lichtunempfindlich gehalten, werde ich noch zeigen, dass sie im höchsten Grad photosensibel sind, dass man ihre Photosensibilität in einem technischen Verfahren bereits zu hoher Vollkommenheit ausgebildet hat.

Dass von den unsichtbaren Strahlen für die hier geschilderten Zersetzungen nur die ultravioletten, nicht auch die ultraroten in Frage kommen, habe ich bei den oben geschilderten Versuchen mit Aceton gezeigt. Bei den Eiweisslösungen, die ich gleichzeitig in Röhrchen aus gewöhnlichem Glas, Uviol- und Quarzglas belichtete, konnte ich ebenfalls zeigen, wie mit der Zunahme des Lichtes im Gehalt an kurzwelligen Strahlen die Zustandsänderung beschleunigt wurde (Lichtreaktion der Eiweisskörper, Seite 10). Die ultravioletten Strahlen bezeichnet man vielfach den sichtbaren gegenüber als die chemisch wirksamen, weil sie sich nicht direkt, sondern nur indirekt durch die chemische Wirkung unserem Auge offenbaren. Diese Bezeichnung ist nicht richtig, denn auch sichtbare Strahlen werden da, wo sie absorbiert werden, chemisch wirksam. Die ultraroten sind ebenfalls direkt nicht sichtbar, sie geben sich durch ihre Wärmewirkung zu erkennen. Dass die sichtbaren Strahlen ebenfalls Wärmewirkungen erzeugen, ist allbekannt. Wenn wir die Strahlen nach ihrer Wirkungsweise einteilen wollen, so müssen wir von ihrer Wirkung auf die Netzhaut absehen und nur von ihren physikalisch-chemischen Wirkungen sprechen. Da sehen wir, dass die langwelligen Strahlen vor allem thermisch wirksam werden: je kurzwelliger die Strahlen sind, desto mehr verändern sie das Gefüge der Substanzen, von denen sie absorbiert werden, und werden chemisch wirksam. In der Photochemie kennen wir eine ganz beträchtliche Anzahl Substanzen, die farblos sind und sich im Licht zersetzen. Bis jetzt hat noch niemand daran gedacht, die ultraroten Strahlen für diese Zersetzungen verantwortlich zu machen. Und nach meinen Untersuchungen ist dies ausgeschlossen. Aber es ist doch nötig, dies besonders zu betonen, weil in neuester Zeit Versuche gemacht werden, Veränderungen, die am Auge von ultravioletten Strahlen erzeugt werden, auf ultrarote zu beziehen[1]).

1) Greeff, Die Wirkung von ultraroten Strahlen auf das Auge und Schutzgläser gegen ultrarote Strahlen. Deutsche optische Wochenschr. Nr. 29. 1917.

Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, dass Licht, soweit es absorbiert wird, Veränderungen an den Substanzen erzeugt, die es absorbieren. Wo wir keine Wirkung wahrnehmen, liegt es an der Mangelhaftigkeit unseres Untersuchungsapparates. Die Zahl der Substanzen, bei denen chemische Veränderungen unter dem Einfluss des Lichtes nachgewiesen sind, ist schon recht erheblich. Die Photochemie ist schon zu einem erheblichen Wissenszweig geworden, und für sie handelt es sich nur um Substanzen, bei denen in praktisch in Betracht kommenden Zeiten Lichtveränderungen auftreten. Aus der Absorption des Lichtes müssen wir auf Veränderungen in dem Medium schliessen, das es absorbiert. Da die von mir auf ihr Absorptionsvermögen untersuchten Eiweisslösungen eine Absorption von Blau, Violett und Ultraviolett ergeben, so sind auch die Veränderungen, die wir bei Lichteinwirkung daran beobachten, auf diese Strahlen zu beziehen.

In der Photographie haben wir gelernt, photochemische Prozesse in wunderbarer Weise dem Auge sichtbar zu machen. Die Grundlagen des photochemischen Prozesses sind bis jetzt noch nicht klargestellt. Ich hielt es für geraten, einmal zu prüfen, ob nicht aus den photochemischen Vorgängen Gewinn zu ziehen ist für das Studium der biochemischen Wirkungen des Lichtes.

In der Photographie werden in den Bildträgern chemische Substanzen, vor allem Silbersalze, untergebracht, von denen man annimmt, dass ihre Veränderungen im Licht sichtbar werden, dass sie das Bild erzeugen. Die Bildträger hat man mit Absicht so bezeichnet, um auszudrücken, dass sie am Bildprozess selbst nicht beteiligt sind. Als Bildträger gelten Papier, Kollodium, Gelatine uud Eiweiss. Das Papier wird mit den lichtempfindlichen Salzen imprägniert, indem man es erst in Jod- oder Chlormetallösung, dann in Höllensteinlösung taucht. Dabei kann man feststellen, dass das Papier, auch chemisch, auf die zur Imprägnation dienenden Präparate wirkt. So bewirkt es die Reduktion der Eisen-, Chrom- und Uranverbindungen, des Höllensteins und anderer Körper, die für sich allein im Licht nicht zersetzbar sind. (Vogel, Photochemie, S. 335.) Man sieht den die Lichtwirkung steigernden Einfluss der Holzfaser an den Stellen, wo das Papier durch unorganische oder organische Beimengungen, wie Gips, Eisensalze, Kochsalz, Leim, Fette und Holz, verunreinigt ist. Papier ist lichtempfindlich. Gewöhnliches Schreibpapier und Druckpapier vergilbt im Lichte in auffallender Weise,

manches in der Augustsonne in 3—4 Tagen. Prof. Wiesner stellte nähere Untersuchungen über das Vergilben von Holzschliffpapieren an. Stücke solchen Papiers lassen bei fast senkrechtem Auffall direkter Sonnenstrahlen den Beginn des Vergilbens bereits nach einer Stunde erkennen. Feuchtigkeit begünstigt sehr die Vergilbung, ist aber zum Eintritt der Erscheinung nicht unbedingt erforderlich. Die Stärke des Lichtes, besonders die Brechbarkeit desselben, hat auf die Vergilbung grossen Einfluss. Es sind nämlich, wie Vogel nachwies, vorwiegend die stark brechbaren Strahlen, welche die Vergilbung des Holzpapiers bedingen.

Wir haben also im Papier einen Bildträger, der photosensibel ist, und zwar vorwiegend für Blau, Violett und Ultraviolett. Ein anderer Bildträger, der ebenfalls für diese Strahlen lichtempfindlich ist, ist, wie ich gezeigt habe, das Eiweiss. Dass es in Blau und Violett absorbiert, erkennt man an der gelblichen Farbe seiner Lösungen. Wie intensiv es im Ultraviolett absorbiert, lehren die Spektren, die ich auf Tafel II in Aufn. I abgebildet habe. Es war jetzt zu prüfen, ob die anderen Bildträger etwa ähnlich absorbieren. Die Gelatinelösungen haben ebenfalls eine gelbliche Färbung, sie verraten dadurch schon, dass sie im Blau und Violett absorbieren, und die Aufn. II auf Tafel II zeigt, wie intensiv das Ultraviolett von einer 10%igen Gelatinelösung in 10 mm dicker Schicht absorbiert wird. Aufn. III zeigt dieselbe Untersuchung einer flüssigen Kollodiumlösung unter gleichen Bedingungen. Von diesen Substanzen lassen sich untereinander vergleichbare Lösungen nicht herstellen. Man kann daher auch die Spektren untereinander nicht vergleichen. Ich habe solche Lösungen in verschiedener Konsistenz und in verschiedener Schichtendicke aufgenommen. Ich habe dabei den Eindruck gewonnen, dass die Gelatine am stärksten absorbiert, dann kommt das Eiereiweiss und dann erst das Kollodium.

Bromkalium- und Höllensteinlösung absorbieren, wie Aufn. IV und V auf Tafel II zeigen, sehr wenig Licht im äusseren Ultraviolett, Jodkalium absorbiert stärker, wie Aufn. V auf Tafel I zeigt. Von den Silbersalzen, die sich im Bildträger bilden, ist das Chlorsilber im Sonnenlicht ganz unempfindlich. Vogel sagt darüber: „Auch sorgfältig gereinigtes Chlorsilber bleibt im Vakuum, selbst bei stärkstem Sonnenlicht, Jahre hindurch farblos“ (Photochemie, S. 111). Wenn solche an sich lichtunempfindlichen Salze in Gegenwart des Bildträgers, dessen hohes Lichtabsorptionsvermögen ich gezeigt, Ver-

änderungen erleiden, so ist doch das Nächstliegendste, dass der Bildträger durch Licht Veränderungen erleidet, die bei Gegenwart von Silbersalzen sichtbar werden. Bromsilber ist an sich lichtempfindlich, wir haben daher in den Bromsilberplatten das Zusammentreffen zweier lichtempfindlicher Substanzen. Daraus erklärt sich die hohe Empfindlichkeit dieser Platten. Dass der Bildträger der empfindlichere Teil derselben ist, ergibt sich daraus, dass die Lichtempfindlichkeit der Bromsilberplatte auch da anfängt, wo die Bildträger beginnen, merklich zu absorbieren.

Dass das Licht je nach Intensität und Wellenlänge bei gleicher Exposition im photographischen Bild so wunderbare Abstufungen schafft, dürfte auch dafür sprechen, dass Veränderungen an dem viel komplizierteren Aufbau der Moleküle des Bildträgers vorliegen als an den ziemlich einfach aufgebauten Molekülen der in der Platte enthaltenen Silbersalze.

Man hat gelernt, optische Sensibilisatoren zu verwenden, um die Platte auch für die langwelligen Lichtstrahlen empfindlich zu machen. Man bringt in die Bildträger gewisse Farbstoffe und erreicht dadurch eine Empfindlichkeit der Platten für Strahlen, die sonst nicht wirksam werden. Wenn man Eiweiss mit solchen Farben in Berührung bringt, so bilden sich Farbstoffeiweisse. Aus den histologischen Untersuchungen wissen wir, wie innige Beziehungen zwischen diesen Farbstoffen und den Eiweisskörpern bestehen. Das Eiweiss reisst den Farbstoff an sich, die verschiedenen Eiweissarten in verschiedener Intensität und mit gewisser Auswahl. Wir erhalten durch diese Färbung wunderbar bunte Bilder von der Struktur tierischer und pflanzlicher Gewebe. Diese Farbstoffeiweisse müssen mehr Licht absorbieren als die gewöhnlichen Eiweisse; zu dem Licht, das sie sonst absorbieren, kommen noch die Strahlen, die zu ihrer Farbe komplementär sind. Diese Strahlen sind nicht wirkungslos, sie erzeugen Veränderungen, die das Licht an ungefärbtem Eiweiss nicht hervorzurufen vermag. Gelatine, Kollodium und die Holzfaser haben ähnliche Beziehungen zu den Farbstoffen wie die Eiweisse, und wir können annehmen, dass Farbstoffe, die zu einer innigeren Verbindung mit den Stoffen des Bildträgers treten, die Lichtempfindlichkeit der Platte für die zu dieser Farbe komplementären Strahlen erzeugen. Die Farbstoffe, die von der Photographie zur optischen Sensibilisation verwandt werden, haben mehr Beziehungen zu den „Bildträgern“ als zu den Silbersalzen, und spricht dieser Um-

stand auch dafür, dass der „Bildträger“ den lichtempfindlichsten Teil der photographischen Platte ausmacht.

Zu den optischen Sensibilisatoren gehören die Eosine. Ich habe ihre Wirkung auf die Lichtreaktion der Eiweisskörper geprüft. Der Versuch wurde folgendermaassen ausgeführt: Zwei Serien von je vier Reagenzgläschen aus Quarzglas wurden mit je 15 ccm derselben Eiweisslösung gefüllt. Das erste Röhrchen jeder Serie erhielt kein Eosin, das zweite 0,5 ccm einer $^1/_{50}$ %igen Eosinlösung, das dritte 2,0 ccm und das vierte 5,0 ccm derselben Lösung. Dann wurden die Röhrchen mit destilliertem Wasser so aufgefüllt, dass in allen Röhrchen 20 ccm Versuchsflüssigkeit enthalten war. Beide Serien wurden zur Besonnung auf das Dach gestellt. Eine Probe der Eosinlösung wurde im Quarzröhrchen dazu gelegt und eine Probe dunkel gestellt. Die Eosinlösung verändert sich am Licht, man sieht, dass sie ausbleicht. Nach 4 Tagen wurden die Eiweisslösungen so, wie ich dies früher angegeben, geprüft. Sie wurden zunächst vergleichsfähig gemacht in der Weise, wie ich dies oben beim Acetonversuch beschrieben habe. Bei der einen Serie wurde zum Ausgleich belichtete, zu der anderen unbelichtete Eosinlösung verwandt. Die erste Lösung enthielt also bei der Prüfung gleiche Mengen belichtetes Eosin, in der zweiten Serie enthielten die Röhrchen belichtetes Eosin in aufsteigender Menge; wäre die Zersetzung des Eosins im Licht die Ursache der Zustandsänderung in den Eiweisslösungen, so hätte man bei der ersten Serie gleiche Veränderungen, in der zweiten ein Ansteigen der Veränderungen sehen müssen. Das war nicht der Fall, in beiden fand sich gleichmässiger Anstieg der Reaktionen. Die Zustandsänderung ist in beiden Serien gleichmässig angestiegen mit der bei der Belichtung vorhandenen Farbstoffmenge. Ich beziehe die gesteigerte Wirkung auf die erhöhte Lichtabsorption des Eosineiweisses. Bei den Farbstoffeiweissen ist das Absorptionsgebiet des Eiweisses vergrössert, und das Eiweiss für Strahlen empfindlich geworden, die sonst wirkungslos sind. Die Bezeichnung Sensibilisator für solche Farbstoffe erscheint mir zutreffend. Bei den farblosen Stoffen, die die Lichtreaktion beeinflussen, liegt das Absorptionsbereich dieser Zusatzmittel innerhalb desjenigen der Eiweisskörper, von einer Sensibilisation kann man in diesem Fall nicht sprechen. Man wird solche Stoffe am besten als Photokatalysatoren bezeichnen.

Versuche, wie ich sie hier mit Eiereiweiss ausgeführt habe, hatte ich mit demselben Ergebnis früher mit Serumeiweiss vor-

genommen. Es ist daher anzunehmen, dass das Eosin auch in physiologischen Prozessen auf das Blut als Sensibilisator wirkt. Die Untersuchungen über photobiologische Sensibilisatoren nahmen ihren Ausgang von einer Arbeit C. Raab's, der unter Leitung von Tappeiner's die Wirkung des salzsauren Akridins auf Parmaecium caudatum, einem Infusorium aus der Klasse der Ciliaten, untersuchte. Dabei zeigte sich, dass die Tiere manchmal bei sehr grosser Verdünnung des Farbstoffes zugrunde gingen, manchmal bei ungleich höherer Konzentration am Leben blieben. Als Ursache dieser Erscheinung stellte sich heraus, dass dies davon abhing, ob Licht auf die Infusorien in dieser Lösung einwirkte oder nicht. Diese photodynamische Wirkung wurde dann von Eosin, Erythrosin und einer grossen Anzahl anderer Farbstoffe festgestellt. Die Fluorescenz solcher Substanzen erschien Bedingung. Später wurde festgestellt, dass auch Zellen höherer Organismen (Flimmerepithel des Frosches), sowie Warmblüter durch solche Substanzen bei Belichtung schwer geschädigt werden können. Auch Toxine, Fermente und ähnliche Produkte tierischer und pflanzlicher Organismen werden durch derartige Farbstoffe im Lichte zerstört, während sie im Dunklen nicht beeinträchtigt werden. Später hat man gezeigt, dass durch Eosin und ähnliche Farbstoffe auch rote Blutkörperchen im Licht zerstört werden. Diese Zerstörung äussert sich darin, dass die undurchsichtig erscheinenden Aufschwemmungen roter Blutkörperchen durchsichtig werden. Im Dunkeln sind solche Stoffe wirkungslos. Sie wirken nur in Gegenwart von Licht, sie werden nicht etwa wirksam, weil sich im Licht eine Substanz bildet, die giftig wirkt. Man kann diese Mittel lange belichten, sie werden um nichts giftiger als solche, die nicht belichtet waren. Mit solchen Mitteln kann man auch Warmblüter im hohen Grade photosensibel machen. Das in der Photographie als Sensibilisator beliebte Eosin ist einer der Sensibilisatoren, die auch bei Tier und Mensch schon geprüft sind. Eosin ist an sich nicht giftig, wie dies Versuche aus der Versuchsanstalt in Mocheln und im Reichsgesundheitsamt einwandfrei erwiesen, man kann es wie Kochsalz dem Organismus einverleiben. Es kann aber giftig wirken, wenn gleichzeitig intensives Licht einwirkt. Mäuse erleiden bei subkutaner Einführung und intensiver Belichtung Nekrose der Ohren, partiellen Haarausfall am Kopf und Rücken mit und ohne Hautnekrose.

Eosin ist stark bromhaltig. Wegen dieser Eigenschaft hat man

es bei Menschen zur Behandlung der Epilepsie angewandt. Nach 6—8 wöchentlicher Behandlung traten Erkrankungen auf, die sich auf die Haut beschränkten, die gewöhnlich dem Licht ausgesetzt ist: Gesicht, Hals, obere Teile der Brust, Hände. Bei den Schleimhäuten kam es nur zu Erkrankungen in der Mundhöhle. Die stark beschränkte Lichtzufuhr hat schon genügt, um auch an dieser Schleimhaut Krankheitserscheinungen zu erzeugen. Die Erkrankung bestand in Rötung und schmerzloser Schwellung. Im Verlauf der Erkrankung trat schon auf geringfügige Verletzung durch Kratzen usw. Ulceration ein, auch wurde Abfallen der Nägel an den Händen, insbesondere an den Daumen beobachtet, die Nägel der Zehen blieben frei. Dass die Patienten besonders intensiven Belichtungen ausgesetzt waren, ist in der Arbeit von Rost, der ich diese Angaben entnommen (Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 40 H. 2 S. 175), nicht erwähnt. Die Dosis betrug über 2 g täglich. Bei der optischen Sensibilisation hat sich gezeigt, dass kleine Dosen oft intensiver wirken als grosse. Solche grosse Dosen sind, um Schädigungen zu erzeugen, nicht notwendig, wenn man nur die Lichtintensität bis zum Maximum steigert. Bei der optischen Sensibilisierung genügen kleinste Mengen des Sensibilisators, um katastrophale Wirkungen auszulösen, wenn der Lichtreiz eine gewisse Intensität erreicht hat. Solche „Lichtschläge“ lassen sich auch mit Eosin hervorrufen. Den Versuch hat in Deutschland auch schon vor Jahren die Regierung im grossen Maassstab ausgeführt. Zur Kennzeichnung der Futtergerste gegenüber der Braugerste bei der Verzollung war im Jahre 1908 der Bundesrat befugt worden, Bestimmungen zu treffen. Er hat die Färbung der Futtergerste mittels Eosin verfügt. Die Verfügung war erlassen worden auf Grund eines Versuches, der auf dem Versuchsgute Mocheln an 30, nach Rasse, Alter und Gewicht gleichartigen Schweinen ausgeführt war. Diese Tiere wurden 3 Monate lang mit durch Eosin gefärbter Gerste gefüttert. Der Versuch war noch gar nicht abschlossen, als die Gesetzesvorlage an den Reichstag kam. Die Eosinfärbung sollte nach dem erstatteten Gutachten weder auf die Beschaffenheit des Fleisches noch des Fettes einen Einfluss haben. Bei diesem Versuche, der Ende August begonnen und im Dezember beendet wurde, scheint man im wesentlichen nur darauf geachtet zu haben, ob das Fleisch durch die Färbung entwertet wird, an die optische Sensibilisation hat man dabei wohl gar nicht gedacht.

Am 1. September 1909 trat das Gesetz in Kraft. Sofort erschienen Mitteilungen, dass die Fütterung von Eosingerste an Haustiere, vor allen an Schweine, schwere Gesundheitsschädigungen und eine Entwertung des Fettes und Fleisches bewirke, auch plötzliche Todesfälle sind dabei beobachtet worden. Beim Reichstag liefen von Handelskammern, von Landleuten aus allen Gegenden des Reiches hundert- und tausendfache Klagen ein. Von seiten der Regierung wurde jede gesundheitsschädliche Wirkung bestritten, selbst die Rotfärbung des Darmes in Abrede gestellt, bis ein Abgeordneter Fett und Eingeweide von einem Eosinschwein im Reichstag auf dem Tisch des Hauses niederlegte. Der Sturm der Beschwerden mag die Regierung veranlasst haben, noch ein Gutachten des Kaiserl. Gesundheitsamtes einzuziehen. Mit der Ausführung der Versuche war Regierungsrat Dr. Titze beauftragt. Er begann seine Versuche Ende Dezember, also zu Winters Anfang, und beendete sie bei Beginn des Sommers. Am 13. April 1910, also nach sechsmonatlichem Bestand des Gesetzes, kam es schon im Reichstag zu lebhaften Erörterungen wegen seiner Aufhebung. Der Antrag auf Aufhebung des Gesetzes wurde von einem Laien in medizinischen Fragen begründet. Er legte den Hauptwert auf die Entwertung des Fleisches durch die Färbung; aber in dem Bericht der Kommission für die Petitionen ist erwähnt, dass bei den mit Eosin gefütterten Tieren auffällige, vor allem plötzliche Todesfälle vorgekommen waren. Mich hatten vor allem die auffälligen Todesfälle interessiert. Diese Todesfälle waren bei Tieren aufgetreten, die im Freien gehalten worden waren. Ich dachte schon damals daran, ob nicht das Auftreten von Hitzschlag und Sonnenstich durch Eosin beschleunigt wird.

Damals fehlte mir noch eine Erklärung dafür, wie Eosin solche Erscheinungen hervorzurufen vermag. Jetzt weiss ich, dass Licht Zustandsänderungen in Eiweisslösungen, auch im Blutserum, erzeugt, und dass Eosin deren Aufreten beschleunigt. In meiner Arbeit: „Sonnenstich-Hitzschlag [1])„ habe ich gezeigt, wie die durch Licht bedingten Zustandsänderungen im Blutserum die Ursache dieser Erkrankungen werden können. Im Körper sich bildende und mit der Nahrung eingeführte Stoffe vermögen diese Zustandsänderungen zu beeinflussen. Zu diesen Stoffen gehört das Eosin. Bei seinen Versuchen im Reichsgesundheitsamt hat Titze gar nicht geprüft, ob

1) Münchener mediz. Wochenschr. 1915 Nr. 29.

starke Belichtung bei solchen Tieren nicht Sonnenstich, Hitzschlag zu erzeugen vermag. Wenn dies für ihn in Frage gekommen wäre, hätte er seine Versuche nicht Anfang des Sommers beendet. Wenn man Tiere im Winter und Frühjahr 3—4 Stunden ins Freie lässt, so ist damit nicht erwiesen, ob nicht bei stärkeren und längeren Belichtungen, wie sie vor allem in der Sommerszeit oft vorkommen, solche Tiere dadurch plötzlich eingehen.

Die Eosinfärbung der Futtergerste wurde nur kurze Zeit so durchgeführt, wie anfangs bestimmt war. Schon in jener Reichstagssitzung vom 10. April 1910 wird erwähnt, dass man die anfangs vorgeschriebene Eosinmenge erheblich vermindert, und dass man die Einfuhr ungefärbter Futtergerste gegen Verwendungsausweise gestattet. Der preussische Finanzminister hatte schon damals seine nachgeordneten Zollbehörden angewiesen, eine liberale Handhabung der Ausführungsbestimmungen eintreten zu lassen. Mit Beginn des Krieges wurde die Bestimmung ganz aufgehoben, da ein Unterschied zwischen Futter- und Braugerste für die Verzollung nicht mehr nötig war. Im ersten Kriegsjahr aber hatte der Bundesrat der Getreidekommission die Erlaubnis erteilt, 3 Millionen Doppelzentner Getreide mit Eosin zu färben und als Futtermittel zur Verwendung zu bringen. Ich sah mich veranlasst, die zuständigen Behörden und auch in den Tageszeitungen auf die Gefährlichkeit dieser Maassnahme aufmerksam zu machen. Aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt wurde mir von Prof. Rost[1]) widersprochen. Ich selbst erhielt von dem Kaiserl. Gesundheitsamt eine Aufforderung, meine unbegründeten Vorwürfe gegen die dort ausgeführten Versuche zurückzunehmen mit der Drohung, dass man sich, falls dies nicht geschieht, weitere Entschliessungen vorbehält. Ich habe in einem Artikel: „Zur Eosinfärbung der Futtergerste“ (Medizinische Klinik 1915 Nr. 51) auf die Ausführungen von Prof. Rost erwidert. Der Artikel wurde von Prof. Rost mit einer Schlussbemerkung versehen und mir das Schlusswort vorenthalten. Ich erhielt aus dem Kaiserl. Gesundheitsamt nur noch eine Mitteilung, aus der sich ergibt, dass dieses den Behörden gegenüber, an die ich mich gewandt, meine Ausführungen als irreführend bezeichnet hat.

Das Futtergetreide, das von jenen 3 Millionen Doppelzentnern nach Sachsen gekommen ist, war ungefärbt, es fehlte mir daher die

1) Rost, Medizinische Klinik 1915 Nr. 36.

Gelegenheit, mich über die Folgen dieser Maassnahme zu informieren. Ich habe mich seit jener Zeit weiter mit diesen Fragen beschäftigt und dabei folgenden Versuch ausgeführt: 2 Paar weisse Mäuse wurden mit Hafer gefüttert, der mit Eosin gefärbt war. Das eine Paar wurde in der Mitte eines nach Norden gelegenen Zimmers in einem offenen Glasgefäss gehalten, das andere in einem gleichen Gefäss an das Fenster gestellt. Nach 14 Tagen wurden die Tiere nachmittags gegen $3^1/_2$ Uhr ins Sonnenlicht gestellt. Der Versuch wurde am 2. August ausgeführt. Die Tagestemperatur war für die Jahreszeit sehr niedrig, die Höchsttemperatur betrug 22° C. Es hatte in der Nacht vorher und auch am Morgen noch stark gewittert, und der Himmel zeigte noch rasch wechselnde Bewölkung, so dass auch während des Versuches die Tiere nicht fortwährender Besonnung ausgesetzt waren. Die Tiere wurden, als sie in das direkte Sonnenlicht kamen, ausserordentlich unruhig, kratzten sich, scharrten. Schon nach $^1/_4$ Stunde begann die Erschöpfung, die Tiere brachen zusammen, streckten die Extremitäten von sich, sprangen zeitweise wieder auf, versuchten sich wieder zu kratzen. Gegen 5 Uhr waren sie tot. Das Vergleichstier zeigte keine Störung. In $1^1/_2$ Stunde konnte ich die mit Eosinhafer gefütterten Tiere mittels Tageslicht, das nicht einmal die ganze Zeit in voller Intensität einwirkte, töten. Von „Hitzschlag“ kann man hier nicht sprechen, die Temperatur war dazu zu niedrig, „Lichtschlag“ ist hierfür die zutreffende Bezeichnung, denn das Licht ist hier der für die Erscheinungen allein verantwortliche Faktor. Sonnenstich würde für die Fälle zutreffen, wo Licht und abnorm hohe Wärme zusammenwirken.

Ich hatte in meiner Arbeit „Sonnenstich - Hitzschlag“ darauf hingewiesen, dass Limonaden, Fruchtsäfte, Schnäpse, die mit Eosin und ähnlichen Farbstoffen gefärbt sind, so harmlos sie sonst sind, im Sommer unter Umständen doch auch den Menschen gefährlich werden können, die bei Sonnenglut Strapazen ausgesetzt sind. Es wäre dies vor allem wichtig für unsere Truppen im Felde. Rost hat in seiner Erwiderung solche Färbungen von Nahrungsmitteln auf Grund der im Kaiserlichen Gesundheitsamt ausgeführten Versuche für ganz unbedenklich erklärt. Diese Versuche sind aber darin nicht beweisend, sie sind im Winter und Frühling ausgeführt und zu Beginn des Sommers beendet worden. Wer solche Versuche ausführt, muss berücksichtigen, dass sich im Sommer nicht nur die Intensität, sondern auch die Zusammensetzung des Sonnenlichtes

ändert. Die Intensität des ultravioletten Anteils wächst viel intensiver als die des sichtbaren, dabei verlängert sich das Spektrum nach der ultravioletten Seite. Durch verlängerte Exposition lässt sich daher in den anderen Jahreszeiten das nicht ersetzen, was gegenüber dem Sonnenlicht im Hochsommer an ultravioletten Strahlen fehlt. Auf den Gehalt des Lichtes an ultravioletten Strahlen kommt es bei solchen Versuchen an. Rost hat dies unberücksichtigt gelassen, er hat, da seine Tiere im Winter und Frühling nur 3—4 Stunden ins Freie gelassen wurden, nicht einmal zu diesen Jahreszeiten die Tiere den ganzen Tag dem Lichte ausgesetzt. Durch meine Untersuchungen bin ich jetzt noch mehr als damals zu der Überzeugung gelangt, dass die seinerzeit im Reichstag vorgebrachten Klagen berechtigt waren: es handelte sich um optische Sensibilisierungen durch Eosin und bei den plötzlichen Todesfällen um „Lichtschlag".

Die optische Sensibilisierung von Warmblütern und der „Lichtschlag" ist am eingehendsten experimentell geprüft bei dem Hämatoporphyrin. Dieses ist ein eisenfreies Abbauprodukt des Blutfarbstoffes, des Hämoglobins. Ich habe Hämatoporphyrinlösung weissen Mäusen eingespritzt und sie 3 Tage im dunklen gehalten, ohne eine Veränderung an ihnen zu bemerken. Am 4. Tage wurden sie um 9 Uhr in einer offenen Schale der Einwirkung des Tageslichtes ausgesetzt. Als ich um 1 Uhr nachsah, waren sie tot. Das Zusammenwirken des Hämatoporphyrins und des Lichtes veranlasst die Schädigung. Ich habe Hämatoporphyrin Eiweisslösungen zugesetzt und geprüft, in welcher Weise es die Lichtreaktion der Eiweisskörper beeinflusst. Es wirkt ausserordentlich intensiv beschleunigend. Die vollständigste Untersuchung über das Hämatoporphyrin als Sensibilisator findet sich in Hausmann, Optische Sensibilisatoren im Tier- und Pflanzenreiche[1]). Schon das diffuse Tageslicht eines Frühjahrtages in Wien genügte bei seinen Versuchen völlig, um die mit Hämatoporphyrin vorbehandelten Tiere zu töten. Die akuteste Form dieser Erkrankung versetzt die Tiere in einigen Minuten in tiefe Narkose, in der sie rasch zugrunde gehen. Diese Form des Lichtschlages kommt zustande, wenn Tiere kurze Zeit nach der Injektion einer kleinen Menge des Farbstoffes einer intensiven Belichtung ausgesetzt werden. Dasselbe tritt ein, wenn die Belichtung nicht allzulange nach Verabreichung grösserer Mengen

1) Fortschr. d. naturwissensch. Forschung Bd. 6.

stattfindet. Hier treten fast momentan nach dem Einsetzen der Bestrahlung intensive Juckerscheinungen (Kratzen, Welzen, Reiben), Rötung der Ohren sowie ausgesprochene Lichtscheu auf. Nach 2 bis 3 Stunden pflegen die etwas gedunsen aussehenden Tiere manchmal unter tetanischen Erscheinungen zu verenden.

Die subakute Form tritt auf, wenn intensive Belichtung längere Zeit — etwa eine Woche — nach der Injektion vorgenommen wird, oder wenn die Versuchstiere bald nach der Einverleibung des Farbstoffes lediglich dem nicht zu hellen diffusen Tageslicht ausgesetzt werden. Diese Krankheitsart, die über $^1/_2$—2 Tage sich ausdehnt, geht mit ungemein starken Ödemen der Körperoberfläche des Tieres einher. Die Mäuse scheinen ganz gedunsen und unförmig, die Ohren stehen halbmondförmig starr nach vorn gerichtet, die Augen sind meist völlig verklebt. Überstehen die Tiere die subakute Form, so kommt es sehr oft zur Nekrose der Ohren, welche grösstenteils sich ablösen, sowie zu ganz charakteristischem Haarausfall. Meyer-Betz[1]) hat die sensibilisierende Wirkung des Hämatoporphyrins durch einen Selbstversuch auch für den Menschen bestätigt.

Dass solche Lichtschädigungen nicht nur bei Tieren vorkommen, denen wir uns bekannte Sensibilisatoren künstlich einführen, sondern auch bei gebräuchlichen Fütterungen, lehren die Beobachtungen, die man mit Buchweizen gemacht hat. Die im Winter mit Buchweizen gefütterten Rinder und Schafe erkranken im Frühling, wenn sie auf die Weide kommen, an charakteristischen Hautentzündungen, und zwar besonders an den ungefärbten Stellen. Hält man die Tiere im Stall oder schützt man die ungefärbten Stellen durch einen dunklen Anstrich, so bleibt der Ausschlag aus. Diese Lichtwirkung ist nicht nur bei Rindern und Schafen zu finden, auch bei Mäusen hat man experimentell solche Schädigung erzeugt. Man hat diese mit Buchweizen gefüttert und dem Licht ausgesetzt, die weissen Mäuse starben, die grauen erwiesen sich widerstandsfähiger. Der Buchweizen enthält einen fluorescierenden Stoff, der ähnlich wie das Eosin für die gesteigerte Lichtwirkung verantwortlich zu machen ist.

Beim Menschen wissen wir, dass bei der Pellagra[2]) die Besonnung eine grosse Rolle spielt, und dass sich diese Erkrankung nur bei Menschen findet, die sich vor allem vom Mais ernähren.

1) Deutsches Arch. f. klin. Medizin Bd. 112 S. 476. 1913.

2) Hausmann, Zur Ätiologie der Pellagra. Wiener klin. Wochenschr Bd. 23 Nr. 36.

Durch die Arbeiten von Horbacewski[1]), Raubitschek und Lode[2]) ist jetzt auch experimentell festgestellt, dass die Pellagra eine Sensibilisationserkrankung ist. Beriberi kommt nur bei Menschen vor, die vor allem vom Reis leben und intensiver Lichteinwirkung ausgesetzt sind; es wäre auch hier möglich, dass ein solcher Stoff im Reis die Lichteinwirkung steigert.

Farbstoffe, die besonders physiologische Bedeutung haben, sind Chlorophyll und Hämoglobin. Ausser den unsichtbaren Strahlen absorbieren sie noch die Strahlen, die zu ihrer Farbe komplementär sind. Ihnen kommt ein erhöhtes Lichtabsorptionsvermögen zu, und bei ihnen ist daher auch erhöhte Lichtwirkung zu erwarten. Ich habe Chlorophyll und Hämoglobin in derselben Weise, wie ich beim Aceton angegeben habe, geprüft. Drei Serien von je vier gleichen Quarzröhren wurden mit je 15 ccm derselben Eiweisslösung gefüllt. In jeder Serie wurde dem ersten Röhrchen kein Prüfungsmittel, dem zweiten 0,5 ccm, dem dritten 2,0 ccm, dem vierten 5,0 ccm davon zugesetzt. Dann wurden die Röhrchen so mit Wasser aufgefüllt, dass jedes 20 ccm Versuchsflüssigkeit enthielt. Die erste und zweite Serie kamen zur Besonnung auf das Dach, die dritte wurde im Wärmeschrank bei 38° C. dunkel gestellt. Desgleichen wurden Proben der angewandten Prüfungsmittel in Quarzröhrchen neben die belichteten Serien gelegt, andere dunkel und warm gestellt. Bei dem Chlorophyllversuch hatten sich während der vier Tage währenden Belichtung im dritten und vierten Röhrchen leichte Trübungen gebildet. Im vierten Röhrchen war sie intensiver als im dritten, in der warm und dunkel gehaltenen Serie waren alle Röhrchen klar geblieben. Die Röhrchen in allen drei Serien wurden vergleichsfähig gemacht, in der ersten und dritten mit belichtetem, in der zweiten mit unbelichtetem Chlorophyll. Dann wurde wie gewöhnlich damit die Kochsalz-Essigsäureprobe und die Ammoniumsulfatprobe ausgeführt. In der ersten und zweiten Serie ergaben beide Proben eine Zunahme der Zustandsänderung, entsprechend des mit der Eiweisslösung zusammen belichteten Chlorophylls. Ob mit belichtetem oder unbelichtetem Chlorophyll die Röhrchen vergleichsfähig gemacht worden waren, hatte auf die Reaktion so gut wie keinen Einfluss. In der dritten Serie, die dunkel und warm ge-

1) Das österreichische Sanitätswesen, Beilage z. Nr. 31. 1910.
2) Wiener klin. Wochenschr. 1910 Nr. 23 u. 31.

standen hatte, traten erst bei Zusatz von sehr viel grösseren Mengen Reagens Trübungen auf. Bei der Kochsalz-Essigsäureprobe schien eine geringe Abnahme der Reaktion zu bestehen, bei der Ammoniumsulfatprobe war ein Unterschied an den Röhrchen nicht zu erkennen.

Der Versuch zeigt also, dass das Chlorophyll die durch Licht erzeugte Zustandsänderung in der Eiweisslösung beschleunigt. Wie beim Eosin scheinen mir die Eiweisslösungen auch durch das Chlorophyll für Strahlen empfindlich gemacht zu werden, die sonst wirkungslos sind. Da bei der dritten Serie der Kochsalz-Essigsäureversuch eine geringe Differenz in der Reaktion ergab, dürfte noch weiter zu prüfen sein, ob nicht auch den Zersetzungsprodukten an sich ein Einfluss zuzuschreiben ist.

Der Versuch mit Hämoglobin verlief in anderer Weise. Bei der Belichtung hatten sich ebenfalls im dritten und vierten Röhrchen Trübungen gebildet, im vierten stärker als im dritten. In der dritten Serie, die dunkel und warm gestellt war, waren keine Trübungen aufgetreten. Die Hämoglobinprobe, die mitbelichtet wurde, war zum Teil ausgeflockt, die dunkelgestellte Probe war klar geblieben. Die erste und dritte Serie wurde mit belichtetem, die zweite mit unbelichtetem Hämoglobin ausgeglichen. In der ersten Serie erzeugten geringe Spuren des Reagens in allen Röhrchen gleich dicke Trübungen. In der zweiten Serie, bei der mit unbelichteten Hämoglobin ausgeglichen war, fand sich ein Anstieg in der Zustandsänderung. In der dritten Serie trat erst auf wesentlich grössere Reagenzmengen eine Reaktion ein, und es ergab sich bei beiden Reaktionen eine deutliche Abnahme in der Zustandsänderung, entsprechend der Menge des belichteten Hämoglobins, das zum Ausgleich zugesetzt war.

Der Versuch lehrt, dass hier tatsächlich eine Zersetzung des Hämoglobins im Licht eintritt und dass sich diese zu der des Eiereiweisses summiert; dass es sich tatsächlich um gleichartige Veränderungen handelt, wurde noch durch folgenden Versuch festgestellt: Hämoglobinlösung wurde, wie auch zu dem vorigen Versuch, um es völlig steril zu erhalten, durch Berkefeldfilter gesaugt und in Quarzröhrchen verteilt. Die Hälfte davon wurde in Quarzröhrchen dem Tageslicht ausgesetzt, die andere im Brutschrank dunkel und warm gestellt. In gleichen Zeitabschnitten wurde von jeder Serie ein Röhrchen in den Eisschrank gestellt. Man konnte beim Vergleich

ohne weiteres den Röhrchen ansehen, wie durch das Licht die Ausflockung des Hämoglobins beschleunigt wird.

Um noch weiter zu prüfen, ob Hämoglobin auf das Eiereiweiss etwa in ähnlicher Weise wie das Eosin oder Chlorophyll sensibilisierend wirkt, wurde noch folgender Versuch ausgeführt: Es wurde Eiereiweiss mit Hämoglobinlösung zusammen uud beides getrennt in gleicher Weise belichtet. Am Ende der Belichtung wurde aus den getrennt belichteten Mitteln die gleiche Mischung hergestellt. Beide Mischungen wurden mit der Kochsalz-Essigsäureprobe und mit der Ammoniumsulfatprobe untereinander verglichen. Es ergaben sich keine Unterschiede. Danach ist Hämoglobin selbst lichtempfindlich in derselben Weise wie das Linsen-, Eier- und Serumeiweiss. Vergleichbare Lösungen lassen sich von diesen Mitteln nicht herstellen; meiner Überzeugung nach ist das Hämoglobin noch viel lichtempfindlicher als die anderen Eiweisse. Dabei wirkt es nicht sensibilisierend auf das Eiereiweiss, während sein eisenfreies Abbauprodukt, das Hämatoporphyrin, als äusserst kräftiger Sensibilisator wirkt.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen bestätigen weiter meine Ansichten über die Wirkung des Lichtes auf die Eiweisskörper. Die Eiweisskörper erleiden direkte Veränderungen durch das Licht, und Stoffe, die sich im Körper bilden, und solche, die ihm zugeführt werden, sind imstande, diesen Prozess zu beeinflussen. Vermögen diese Feststellungen uns Vorgänge in der Natur zu erklären? Wirken die Färbungen der Pflanzen und Tiere tatsächlich in diesem Sinne als Sensibilisatoren? Am klarsten erscheinen mir die Verhältnisse bei der Flora und Fauna am Meeresboden. Im Seeaquarium bewundern wir die prächtigen Farben dieser Organismen. 6—8 m unter dem Meeresspiegel verlieren auch für unser farbentüchtiges Auge diese Gebilde ihre Farbenpracht[1]). Mit der zunehmenden Schichtendicke des Wassers ändert sich nämlich die Farbe des durchdringenden Lichtes. Die roten und gelben Strahlen werden erheblich stärker absorbiert als die grünen und blauen. In der Tiefe von 6—8 m ist das rote und gelbe Licht absorbiert, nur Blau und Grün ist noch vorhanden. Gelb und Rot erscheinen uns die Farben, weil sie grünes und blaues

1) v. Hess, Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 166 und Die Naturwissenschaften 1917 Nr. 24.

Licht absorbieren. Das Integument dieser Lebewesen erhält durch die rote und gelbe Färbung die Fähigkeit, das bis zu dieser Tiefe vordringende grüne und blaue Licht in erhöhtem Maasse zu absorbieren und für den Organismus nutzbar zu machen. Man hat die bunten Färbungen in der Natur als Schutz- und Lockvorrichtungen angesehen. Für die Flora und Fauna auf dem Meeresboden kann diese Deutung überhaupt nicht in Frage kommen, denn die Bewohner des Wassers sind ausnahmslos farbenblind. Für sie erscheint alles Grau in Grau. Es werden von diesen Tieren nur Helligkeitsunterschiede wahrgenommen. Dort kann die Farbe, auch wenn sie noch so prächtig ist, kein Anlocken, keine Abwehr verursachen. Die Vorstellung, die man sich heute von dem Zweck jener Farbenpracht macht, ist nicht richtig. Wenn wir aber die Farben als Sensibilisatoren auffassen, die das bis in jene Tiefen dringende Licht dem Organismus nutzbar machen, so erlangen sie hohe biologische Bedeutung.

Wie verhält es sich mit der auf dem Erdboden lebenden Flora und Fauna? Im Pflanzenreich haben wir im Chlorophyll den verbreitetsten Farbstoff, der die Lichtabsorption in den Pflanzen erhöht. In den Pflanzen selbst bilden sich ausserdem noch organische Stoffe, welche die Zustandsändernng, die Licht an den Eiweisslösungen erzeugt, beeinflussen (endogene Katalysatoren), und von der Wurzel her werden ihnen Mineralstoffe, die in gleicher Weise wirken (exogene Katalysatoren), zugeführt. Aus dem Zusammenwirken solcher Stoffe werden besondere Eiweisskörper entstehen, deren Eigentümlichkeiten von den in jedem speziellen Fall zusammentreffenden Substanzen abhängen. Diese Eiweisskörper werden mehr oder weniger für die betreffende Pflanze spezifisch sein. Dabei ist noch zu berücksichtigen, dass auch dem Licht verschiedener Wellenlänge verschiedene Wirkung zukommen wird. Durch die bunten Farben der Blütenblätter werden verschiedenartige Strahlen dem Organismus nutzbar gemacht. Das kann bei der Umwandlung der Eiweissstoffe ganz spezifische Eiweisskörper ergeben. Bei den Blüten werden diese in der Fruchtanlage aufgespeichert und gelangen mit dem Samen in den neuen Organismus und können dessen Art bestimmen. Bis jetzt war man der Ansicht, dass die bunten Farben der Blüten die Insekten anziehen, farbige Streifen und Flecken sollen ihnen den Weg zu den Honigbehältern, zu ihrer Nahrung zeigen. Auch dies ist eine irrige Anschauung. Die Insekten, auch die Bienen[1]), sind farbenblind.

1) F. Schanz, Zum Farbensinn der Bienen. Münch. med. Wochenschr. 1916 Nr. 1.

Auch sie sehen alles Grau in Grau. Nur Helligkeitsunterschiede vermögen sie wahrzunehmen.

„Bienen und Blumen! Für den Wissenden liegt ein eigener Reiz an dieser kurzen Zusammenstellung, in der Zusammengehörigkeit der beiden Begriffe. Das weite, schimmernde, farbenprächtige Blütenmeer und die auf seinen Besuch angewiesene Insektenwelt, beides in gegenseitiger Anpassung im Laufe grosser Zeiträume entwickelt und zu immer grösserer Vollkommenheit herangereift!" schreibt 1915 noch v. Buttel-Reepen in Nr. 7 der „Naturwissenschaften". Diese Anschauung, die vor allen Darwin vertrat, ist irrig. v. Hess hat gezeigt, dass auch die Bienen farbenblind sind, v. Frisch hat zwar v. Hess gegenüber nachzuweisen versucht, dass die Bienen doch einen gewissen Grad von Farbensinn besitzen, ihr Farbenunterscheidungsvermögen ähnle dem eines rotgrünblinden Menschen. Auch diese Feststellung genügt, um zu beweisen, dass das weite, schimmernde, farbenprächtige Blütenmeer und die auf seinen Besuch angewiesene Insektenwelt sich nicht in gegenseitiger Anpassung im Laufe grosser Zeiträume entwickelt haben. Diese Tatsache allein zwingt uns nach einer neuen Erklärung für die Farbenpracht der Blüten zu suchen, und ich halte mich für berechtigt, die Ansicht zu vertreten, dass die Farben der Blüten eine Auswahl treffen unter den Lichtstrahlen, die auf die lebende Substanz einwirken, und dass sich entsprechend der verschiedenartigen Lichtstrahlen Stoffe bilden, die der Art eigentümlich sind und mit dem Samen auf das neue Individuum übertragen werden.

Im Tierreich sehen wir, wie bei manchen Tieren das ganze Integument mit Farbstoff erfüllt ist, der die zu diesem Pigment complimentären Strahlen dem Organismus nutzbar macht. Bei vielen Tieren bilden sich umschriebene Stellen zu einem Lichtsinnesapparat dadurch aus, dass sich an diesen Stellen ein Farbstoff anhäuft. Hämatorphyrin ist im Integument bei vielen Tieren nachzuweisen. Der Regenwurm, der keine Augen besitzt, ist doch lichtempfindlich. Er ist lichtscheu. Seine Lichtempfindlichkeit ist von Graben und Finsen experimentell festgestellt. Sie brachten Regenwürmer unter verschieden gefärbte Glasplatten und beobachteten, wie sie sich unter dem roten Glas sammelten. Wurde der Deckel so verschoben, dass sie in anders gefärbtes Licht kamen, so flüchteten sie sich rasch wieder ins Rote. Auf ihrem Rücken haben die Regenwürmer einen porphyrbraunen Strang, dessen Färbung durch Hämatopophyrin bedingt ist. Diesen Rückenstrang halte ich für das Licht-

sinnesorgan des Regenwurms. Bei den Belichtungsversuchen von Graben und Finsen flüchteten die Tiere in das rote Licht, weil das Licht aus diesem Spektralbereich von dem Hämatoporphyrin nicht absorbiert wird, auf ihr Lichtsinnesorgan macht das rote Licht den Eindruck der Dunkelheit.

Bei vielen Tieren sehen wir auffällige Rückenfärbungen; wenn sie auch keinen wahrnehmbaren Lichteindruck vermitteln, so wird durch sie doch die Lichtwirkung auf den Organismus beeinflusst. Beim Menschen hat man die Pigmentation der Haut als Lichtschutzmittel schon immer erkannt. Wie kann die Pigmentation der Haut die Lichtwirkung auf unseren Körper beeinflussen? Um die Fluorescenzerscheinungen an meinem Auge zu studieren, hatte ich in einem dunklen Raume in einem Blechkasten eine offene Bogenlampe aufgestellt. In dem Kasten war ein Fenster mit dunkelblauem Glas (5 mm dickes blaues Uviolglas) angebracht. In dem Licht, das aus diesem dunkelblauen Fenster dringt, fluoresciert nicht nur die Linse des Auges, sondern auch unsere Haut, und geringfügige Pigmentveränderungen (Sommersprossen) treten ganz auffallend dabei hervor. Wie ist dieses Phänomen zu erklären? Die Haut fluoresciert, weil in ihr die ultravioletten, nicht sichtbaren Strahlen in Strahlen grösserer Wellenlänge, in sichtbare, umgewandelt werden. An den pigmentierten Stellen fehlt dieses Fluorescenzlicht, der Kontrast zwischen ihnen und der benachbarten unpigmentierten Haut wird grösser. Die pigmentierten Stellen absorbieren nicht nur in erhöhtem Maasse das sichtbare Licht, sondern auch das unsichtbare, das an der unpigmentierten Haut als Fluorescenzlicht sichtbar wird. Dadurch, dass die Pigmente die Lichtstrahlen, die sichtbaren wie die unsichtbaren, in erhöhtem Maasse absorbieren, schützen sie die tieferliegenden Gewebe vor deren Wirkung. In den Pigmenten müssen wir aber auch den Ort suchen, wo das Licht in erhöhtem Maasse wirksam wird. Wo das Licht absorbiert wird, bewirkt es Veränderungen auch an den Eiweissstoffen der lebenden Zelle. Das Pigment wird bei diesen Veränderungen als Sensibilisator wirken. Rollier gibt an, dass er bei den Patienten die besten Heilerfolge bei der Heliotherapie gesehen hat, deren Haut im Licht am besten bräunt. Der geschilderte Vorgang könnte diese Beobachtung erklären. Wir hätten in dem Pigment der Haut also ein Organ, das nicht nur die tieferliegenden Gewebe vor der Lichteinwirkung schützt, sondern auch die Umwandlung der strahlen-

den in die lebende Energie in erhöhtem Maasse vermittelt.

Bei höheren Tieren kommt es zu weiter fortgeschrittener Lokalisation des Lichtsinnesapparates, und es verbindet sich derselbe mit Apparaten, die in ihm ein Bild entwerfen. Es kommt zur Entwickelung des Auges. Die Netzhaut bildet sich aus und wird das Organ für die Lichtwahrnehmung. Wie wirkt das Licht auf die Netzhaut? Der Vorgang ist uns nicht bekannt. Wir haben in dem Endapparat des Sehnerven gefärbte Stoffe, die im Licht gebleicht werden. Wir kennen Pigmente, von denen wir annehmen, dass sie intensive Lichteinwirkung zu hemmen vermögen. Eine befriedigte Erkärung können wir heute nicht abgeben. Legen wir uns einmal die Frage vor, wie muss der Stoff beschaffen sein, auf den Licht aller sichtbaren Wellenlängen gleichmässig einzuwirken vermag? Ein solcher Stoff muss befähigt sein, das Licht aller sichtbaren Wellenlängen gleichmässig zu absorbieren. Er muss daher schwarz aussehen. Einen solchen Stoff haben wir in dem Pigment der Netzhaut, in das der Endapparat des Sehnerven eingetaucht ist. Die Eiweissstoffe in den Pigmentepithelzellen, die an sich wie die übrigen Eiweisskörper für gewisse Strahlen photosensibel sind, werden durch das Pigment auch für die übrigen sichtbaren Strahlen sensibilisiert. Die dadurch bedingten Zustandsänderungen werden auf den Endapparat des Sehnerven einwirken und hier Veränderungen veranlassen, die wir als Licht wahrnehmen. Bis jetzt haben wir angenommen, dass das schwarze Pigment am Sehakt direkt nicht beteiligt ist, nach meiner Auffassung würde es hohe Bedeutung dabei erlangen. Es sensibilisiert die Eiweissstoffe in der Pigmentschicht für die sichtbaren Lichtstrahlen. Es ginge uns hier ähnlich wie den Photographen, die sich bis jetzt über die lichtempfindliche Substanz im photographischen Prozess getäuscht haben. Bei den reinen Albinos findet sich bei hochgradigem Augenzittern und stark herabgesetzter Sehschärfe, selbst wenn im ganzen Organismus und auch in der Aderhaut alles Pigment fehlt, in der Netzhaut, vor allem nach der Peripherie hin, immer noch etwas Pigment, so dass auch in solchen Fällen eine gewisse Sensibilisierung für die langwelligen Strahlen anzunehmen wäre.

Zu meinen biologischen Arbeiten wurde ich veranlasst durch einen Fall von elektrischer Ophthalmie. Die Krankheit war mir wohlbekannt, und auch das Krankheitsbild an sich bot nichts Auffälliges. Auffällig war nur, dass der Patient bestimmt angab, bei seinen

Arbeiten am offenen elektrischen Lichtbogen beständig seine Brille getragen zu haben. Ein Brillenglas galt damals als ausreichender Schutz gegen die ultravioletten Strahlen, welche die elektrische Ophthalmie erzeugen. Wir prüften, woran es lag, dass das Brillenglas in diesem Fall keinen ausreichenden Schutz gewährt hatte. Bei der Bearbeitung dieser Frage tauchten neue Fragen auf, die unser Interesse erweckten. So hatten uns unsere Untersuchungen, über die wir auf der Naturforscherversammlung in Dresden [1]) 1907 zum erstenmal berichteten, gezeigt, dass die stürmischen Entzündungen, die wir bei der elektrischen Ophthalmie am äusseren Auge sahen, nur von den äusseren ultravioletten Strahlen ausgelöst werden. Entzieht man dem Licht diese Strahlen, so gelingt es nicht, mit den inneren ultravioletten Strahlen erhebliche Reizungen am Auge auszulösen. Woran liegt dies? Wirken diese Strahlen auf das Gewebe nicht als chemischer Reiz? Wir stellten fest, dass diese Strahlen vor allem von der Linse absorbiert werden. Die Linse ist nerven- und gefühllos. Es fehlt ihr der Apparat, der zur Auslösung einer Reaktion erforderlich ist. Da die Veränderungen, die dort das Licht erzeugt, nicht durch eine Reaktion des Gewebes wieder ausgeglichen werden, müssen sie sich dort durch das ganze Leben summieren. Diese Erwägung erweckte in mir die Vermutung, dass die Veränderungen, die die Linse eines jeden im Laufe des Lebens erleidet, die direkte Wirkung des Lichtes auf die Linsensubstanz darstellt.

Ich konnte zeigen, wie das Licht die Erscheinungen der Altersweitsichtigkeit [2]), wie es den Glasmacherstar [3]), den Altersstar [2]) und den Zuckerstar [4]) veranlasst. Der Prozess, der in der Linse sich bei Lichteinwirkung abspielt, muss sich auch an anderen Geweben finden, so kam ich darauf, den Sonnenstich-Hitzschlag [5]) als einen analogen Vorgang zu erkennen. Die Überzeugung, dass der Vorgang auch überall in der belebten Natur zu erkennen sein muss, hat mich dazu geführt, eine neue Theorie über die Beziehungen des Lebens zum Licht aufzustellen. Zahlreiche neue Fragen bedürfen der Beantwortung, um diese Theorie als allgemeingültig weiter zu begründen. Im Pflanzen-

1) v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. 69 u. Zeitschr. f. Augenheilk. Bd. 23.
2) v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. 88 u. 89.
3) v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. 73.
4) v. Graefe's Arch. f. Ophthalm. Bd. 91.
5) Münchener med. Wochenschr. 1915 Nr. 29.

reiche sehen wir am augenfälligsten die Wirkungen des Lichtes, und darum habe ich mehrfach angefangen, pflanzenphysiologische Versuche zur Stütze meiner Anschauungen auszuführen. Mir als Arzt fehlt es jetzt im Kriege bei ausgedehnter Praxis an der Zeit zu solchen Versuchen, und so mussten sie liegen bleiben. Nur einer erscheint mir abgeschlossen und zur Mitteilung geeignet.

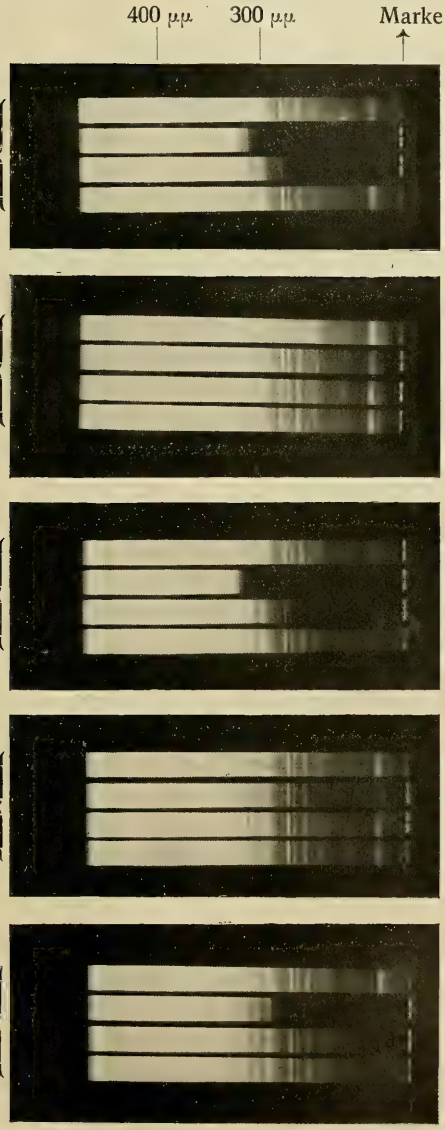
Um zu sehen, wie die ultravioletten Strahlen des Tageslichts auf die Pflanzen wirken, habe ich ihnen das ultraviolette Licht entzogen. Es wurden möglichst gleich grosse Stecklinge von derselben Pflanze in Blumentöpfen in die gleiche Gartenerde gepflanzt. Die erste Pflanze wuchs frei, um die zweite war eine grössere Glasglocke aus gewöhnlichem Glas, um die dritte eine Glasglocke aus Euphosglas, das nur sichtbare Strahlen durchlässt, gestellt. Die Glasglocken hatten oben eine Öffnung, über die wieder ein Stück von demselben Glas so gelegt war, das wohl Luft, aber kein Himmelslicht zu den Pflanzen gelangen konnte. Die Pflanzen wurden nebeneinandergestellt und täglich mit abgemessenen Wassermengen begossen. Die frei wachsenden Pflanzen zeigten in ihrem Wachstum nichts Auffälliges. Die unter der Glasglocke wachsenden Pflanzen waren grösser, sie wurden aber noch übertroffen durch die Pflanzen, die unter der Glasglocke aus Euphosglas gewachsen waren. Diese Pflanzen erinnerten in ihrer Gestalt an etiolierte, nur waren sie ergrünt.

Der Versuch wurde mit demselben Ergebnis ausgeführt bei Begonien, Reseda, Bohnen und Erbsen. Bei den Erbsen wurde am Ende des Versuches den Aschenrückstand bestimmt. Die unter Euphosglas gewachsenen Pflanzen waren wesentlich grösser als die anderen, ihr Aschenrückstand aber erheblich geringer. Ultraviolette Strahlen wirken also auf die Gestaltung der Pflanze. Es ist dies erklärlich. Wir wissen von Beobachtungen am Menschen, dass die Tiefenwirkung des Lichtes um so geringer ist, je kurzwelliger die Strahlen, und so ist es auch erklärlich, dass die kurzwelligsten auf die Epidermiszellen der Pflanze am meisten einwirken. Fehlt dieser Reiz der ultravioletten Strahlen, so erhalten die Zellen eine ausgezogene Form, die ganze Pflanze erhält mehr das Aussehen einer etiolierten. Gibt es im Pflanzenreich Erscheinungen, die sich daraus erklären? Im Hochgebirge ist das Licht reicher an kurzwelligen Strahlen. Dort treffen wir kräftige Vegetation von niedrigem Wuchs. Dieselbe Pflanze in die Ebene versetzt, bekommt ein ganz anderes Aussehen; man ver-

gleiche nur ein Edelweiss aus dem Hochgebirge und ein solches, welches in der Tiefebene gezogen ist. Schon in unseren Mittelgebirgen kann man beobachten, wie die Triebe der vom Gebirge in das Tal versetzten Bäume länger werden. Im Hochgebirge reicht das Sonnensprektrum bis etwa λ 295 $\mu\mu$. Auf dem Weg zur Tiefebene wird vor allem das ultraviolette Licht geschwächt [1]). Das Licht wird dabei an den kleinsten Teilchen reflektiert und diffundiert. Die Diffusion ist um so stärker, je kurzwelliger das Licht, sie wächst umgekehrt zur vierten Potenz der Wellenlänge. Das Licht, das zur Tiefebene gelangt, hat am Ende des Spektrums sehr erheblich an Intensität verloren, und dieser Verlust bedingt den Unterschied in den Wuchsformen des Hochgebirges und der Tiefebene. Bisher hatte man hierfür keine befriedigende Erklärung, ich glaube, dass mein Versuch diese gibt. (Einige hier nur kurz berührte Fragen sind ausführlicher besprochen in einer Arbeit „Licht und Leben", die in v. Gräfe's Arch. f. Ophthalmologie Bd. 96 H. 1/2 erschienen ist.)

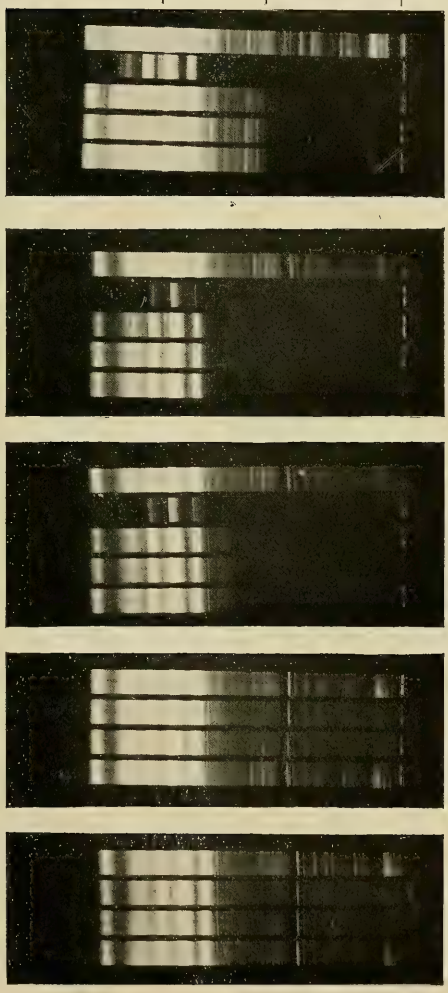
1) Schanz, Höhensonne. Strahlentherapie Bd. 8. 1917, u. Münchener med. Wochenschr. 1917.

Absorptions-Spektren.



Verlag von Martin Hager, Bonn.

Absorptions-Spektren.



Verlag von Martin Hager, Bonn.

(Aus dem pharmakologischen Institut der k. k. Universität Graz.)

Über Spontanerholung des Froschherzens bei unzureichender Kationenspeisung.

II. Mitteilung.

Ein Beitrag zur Wirkung der Alkalien aufs Herz.

Von

O. Loewi.

(Hierzu Tafel V und VI.)

Bekanntlich ist Durchströmung mit Kochsalzlösung nicht geeignet die Funktionen des isolierten Herzens aufrechtzuerhalten; bei dieser Art der Speisung kommen nur schwache Kontraktionen zustande, und die Herztätigkeit hört nach verhältnismässig kurzer Zeit ganz auf. Anders, wenn man das Herz nicht mit grösseren NaCl-Mengen im künstlichen Kreislauf durchströmt, sondern, wie dies die Straub'sche Anordnung erlaubt, mit einer verhältnismässig geringen Menge NaCl-Lösung beschickt; auch dann sind anfangs die Pulse sehr klein, aber nach kurzer Zeit werden sie grösser und schliesslich können sie sogar so gross werden wie bei Speisung mit Ringer-Lösung. Als Ursache dieser „Selbsterholung" wurde von Böhm[1]) und Arima[2]) die Abscheidung von funktionswichtigen Stoffen aus dem Bestand des Herzens in die Füllflüssigkeit nachgewiesen. Es sollte nun geprüft werden, ob und wodurch der Ablauf der „Selbsterholung" sich allenfalls beeinflussen lasse. Zunächst wurde der Einfluss der Steigerung der Natriumbikarbonatkonzentration der Kochsalzlösung über 0,01 % hinaus geprüft; 0,01 % ist die übliche der Ringer-Lösung, und der Einfluss der darunterliegenden Konzentrationen wurde bereits von Böhm untersucht. Die

1) Böhm, Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 75 S. 230. 1913.

2) Arima, Pflüger's Arch. Bd. 157 S. 531. 1914.

hierbei erhobenen Befunde machten es notwendig, ganz allgemein die auch heute noch nicht geklärte [Tigerstedt[1])] Wirkung der Alkalien auf die Herztätigkeit einer erneuten Untersuchung zu unterziehen.

Methodik.

Da der Ablauf der Erholung bei verschiedenen Herzen auch bei gleicher Speisung natürlich quantitativ verschieden ist, musste ich den Vergleich des Einflusses höherer Alkaleszenz (0,1 % Natriumbikarbonat) mit dem niederer (0,01 % Natriumbikarbonat), der nur ein quantitativer sein kann, am gleichen Herzen anstellen. Ich konnte nun zu diesem Zweck nicht etwa derart vorgehen, dass ich abwechselnd NaCl mit 0,1 % Natriumbikarbonat (im folgenden wird diese Konzentration mit NaCl I bezeichnet) und NaCl mit 0,01 % Natriumbikarbonat (im folgenden wird diese Konzentration mit NaCl II bezeichnet) — diese Konzentrationen verglich ich — einfüllte; denn bei länger dauernder NaCl-Speisung ändert sich regelmässig der Zustand des Herzens dadurch, dass es calciumüberempfindlich wird (betreffend die Erscheinungen der Calciumüberempfindlichkeit vgl. Böhm und Arima [loc. cit.] ferner Loewi[2]). Dadurch wird aber die vergleichende Beurteilung des Einflusses der verschiedenen Lösungen unmöglich gemacht. Aus diesem Grunde musste man nach jeder NaCl-Periode das Herz erst in Ringer-Lösung sich so lange erholen lassen, bis der Zustand der Calciumüberempfindlichkeit geschwunden und Typus, Grösse und Frequenz der Pulse sich wieder auf die Norm eingestellt hatten.

Im einzelnen gestaltete sich der Versuch folgendermaassen: Das Herz wurde nach Entfernung der sichtbaren Blutreste durch wiederholte Einfüllung von Ringer-Lösung zunächst mit 1 ccm dieser 5—10′ schlagen gelassen; dann wurde die Ringer-Lösung durch 1 ccm NaCl-Lösung ersetzt und diese Füllung im Abstand von 1 bzw. 1,5′ noch zweimal gewechselt, um die Reste der Ringer-Lösung möglichst zu entfernen; die Erholung setzt dann gewöhlich 1—2′ nach der letzten Füllung mit NaCl bzw. 4—5′ nach der ersten ein. Sie nimmt dann dauernd zu, wurde aber in der Regel nicht länger als bis nach Ablauf von 10′ nach der ersten Füllung beobachtet. Dann wurde wieder Ringer-Lösung eingefüllt, bis sich das Herz völlig erholt hatte, dann wieder NaCl, wie oben angegeben, usw.

1) Tigerstedt, Ergebn. d. Physiol. Bd. 12 S. 269. 1912.

2) Loewi, Arch. f. exper. Path. u. Pharm. Bd. 82 S. 131. 1917.

Die Erholung bei wiederholter Speisung mit NaCl II.

Um eine Unterlage für die Beurteilung des Einflusses von NaCl I auf den Gang der Erholung zu haben, musste erst festgestellt werden, wie diese sich bei wiederholter Erschöpfung des Herzens durch NaCl II gestaltet.

Bei wiederholter Einwirkung von NaCl II ist, wie Fig. 1 (Taf. V) zeigt, das Bild der einzelnen Erholungskurven qualitativ jedesmal das gleiche, quantitativ aber insofern anders, als zwar die Erholung immer annähernd im gleichen Zeitpunkt beginnt, aber die Erholungspulse von Mal zu Mal eine geringere Höhe erreichen. Schliesslich tritt Erholung überhaupt nicht mehr ein. Die Ursache dieses allmählichen Versagens ist, wie Clark[1]) nachwies, der allmählich eintretende Verlust des Herzens an Stoffen, die es an die Füllung abgiebt sei es nun, dass diese, wie das Calcium selbst, Reize für die Herztätigkeit darstellen oder, wie die alkohol-ätherlöslichen Substanzen (s. u.), die Reizanspruchsfähigkeit des Herzens gewährleisten.

Man hätte von vornherein erwarten können, dass bei der Zwischenschaltung von Ringer-Perioden das Herz in diesen seinen in den NaCl-Perioden erlittenen Stoffverlust an Salzen hereinbringen würde. Die Tatsache, dass von NaCl-Periode zu NaCl-Periode die Erholung immer geringer wird, spricht gegen die Berechtigung dieser Annahme, wenigstens wofern die zwischengeschaltete Ringer-Periode wie in unseren Versuchen nur kurz ist (5—15'). Um festzustellen, ob das Herz etwa bei längerem Einwirken von Ringer-Lösung seinen ehemaligen Bestand an Salzen ganz oder teilweise ersetzen kann, wurde nach mehrmaliger Erschöpfung Ringer-Lösung stundenlang einwirken gelassen. Das Ergebnis war das gleiche wie oben; es trat auch danach Erholung nicht in grösserem Ausmaass ein als oben; mithin hatte offenbar das Herz aus der Ringer-Lösung nichts aufgenommen, was es hätte wieder abgeben können. Dieser Befund ist insofern von Interesse, als er dartut, dass die blosse Verarmung des Herzens an Kationen als Bedingung zur Aufnahme derselben — streng genommen von Calcium — aus Ringer-Lösung nicht genügt.

---

1) Clark, Journ. of physiol. vol. 47 p. 66. 1913.

Die Erholung bei Speisung mit NaCl I.

Ich ging nunmehr zur Prüfung der Frage über, ob die Erholung bei Speisung mit NaCl I anders abläuft als mit NaCl II, und zwar ging ich derart vor, dass ich unter Einschaltung von Ringer-Perioden jene beiden Lösungen abwechselnd einwirken liess. Die Versuche fielen grundsätzlich gleichsinnig aus, und zwar derart, dass allemal die Erholung in den NaCl I-Perioden zunächst deutlich grösser war als in den NaCl II-Perioden; nach und nach wurde der Unterschied immer geringer, bis er schliesslich ganz schwand. Wohl aber zeigte sich in den verschiedenen Versuchen ein gewaltiger Unterschied des Grades; bei einer Gruppe der Versuche war die Erholung in NaCl I von Anfang an nur um ein weniges grösser als in NaCl II. (Fig. 2 [Taf. V].)

Bei einer zweiten Gruppe dagegen war die Erholung in NaCl I, und zwar ebenfalls nur anfangs, wesentlich grösser. Und zwar fiel zu meinem grössten Erstaunen beim Übergang von Ringer-Lösung zu NaCl I oft die Pulsgrösse kaum ab, auch nicht, als ein zweites und drittes Mal — innerhalb der gleichen Periode — NaCl I war eingefüllt worden, und nach 10′ waren die Pulse oft so gross wie von Anfang an in Ringer-Lösung. (Fig. 3 [Taf. V].) In anderen Versuchen dieser Gruppe war der Abfall nach der ersten Einfüllung von NaCl I beträchtlich, dann aber stiegen die Pulse noch während der ersten Minute rasch wieder an, und dieser Anstieg hielt dann trotz Einfüllung neuer Lösung an (Fig. 4 [Taf. V], vgl. auch Fig. 9 [Taf. VI]). Oder schliesslich, der Abfall war zunächst beträchtlich, die Erholung aber eine sehr viel grössere als in NaCl II (Fig. 5).

Immer also war in diesen Versuchen die Erholung weit stärker in NaCl I als in NaCl II, nur dass sich diese Wirkung verschieden rasch zeigte.

Selbstverständlich existieren zwischen den Versuchen der ersten Gruppe, in denen die Umschaltung von Ringer-Lösung auf NaCl I, also auf eine kalium- und calciumfreie Lösung, eine starke und denen der zweiten Gruppe, in denen sie eine geringe Beeinträchtigung der Herzaktion bzw. eine starke Erholung herbeiführt, keine scharfen Grenzen, sondern allerhand Übergänge. Immerhin sind bei Betrachtung sämtlicher sehr zahlreichen Versuche diese beiden Typen ohne weiteres trennbar.

Was ist die Bedingung des Unterschiedes?

Der erste Versuch, in dem die Umschaltung von Ringer-Lösung auf NaCl I kaum einen Einfluss auf die Grösse der Pulse ausübte, war am 25. November 1915 am Herzen einer ungarischen Esculenta angestellt worden, die, im März 1914 bezogen, seitdem im Keller des Institutes ohne jegliche Nahrung war gehalten worden. Die Wiederholung des Versuches an Hungerfröschen ergab jedesmal das gleiche Resultat. Frische, im Oktober 1915 gefangene ungarische Esculenten zeigten im Gegensatz dazu regelmässig nur einen geringen Unterschied in der Reaktion auf NaCl I und II, d. h. die Erholung in NaCl I war von Anfang an nur um ein weniges besser als in NaCl II. Ich prüfte nun systematisch jeden Monat die Reaktion auf NaCl I und II an den Herzen von Fröschen, die im Oktober gefangen, also im besten Ernährungszustand waren; bis zum März waren die Pulse in NaCl I bzw. die Erholung nicht viel grösser als in NaCl II. Von da ab — möglicherweise infolge Aufbrauchs des Wintervorrates — verhielt sich das Herz wie das Herz der Hungerfrösche (s. o.). Herzen von Fröschen, die im Mai und im Juli in Graz und in Ungarn gefangen wurden, zeigten keine Regelmässigkeit des Verhaltens.

Da die aus dem März 1914 stammenden Hungerfrösche in allen Jahreszeiten das gleiche Verhalten zeigten, existiert möglicherweise kein vom Ernährungszustand unabhängiger Saisoneinfluss, sondern es kommt für das Verhalten der Ernährungszustand selbst als bestimmender Faktor in Betracht.

Es erhebt sich nun die Frage, weshalb namentlich zu Beginn der Versuche bei Gegenwart von 0,1 % Natriumbikarbonat der schädigende Einfluss von NaCl-Lösung geringer ist bzw. besser, und zwar bei Hungerherzen um so vieles besser, ausgeglichen wird als bei Gegenwart von 0,01 % Natriumbikarbonat. Die Beantwortbarkeit dieser Frage setzt die Kenntnis von der Wirkungsweise des Natriumbikarbonats auf das Herz voraus.

Über die Ursache des Unterschiedes in der Wirkung von NaCl I und NaCl II.

A. Über die Ursache des Unterschiedes im allgemeinen.

Es ist durch zahlreiche Untersuchungen übereinstimmend festgestellt, dass Säure die Herztätigkeit, und zwar innerhalb weiter

Grenzen reversibel, schädigt. Da weiter durch Gaule[1]) und neuerdings durch Böhm (loc. cit.) festgestellt wurde, dass die Alkalinität ins Herz gebrachten Alkalis allmählich herabgesetzt wird, bei der Herztätigkeit also saure Produkte entstehen, ist die Tatsache verständlich, dass bei Gegenwart von Natriumbikarbonat in der Durchströmungsflüssigkeit die Herztätigkeit besser ist als bei Fehlen von Alkali. Die günstige Wirkung des Natriumbikarbonatzusatzes zur Durchströmungsflüssigkeit ist also, wie dies auch allgemein angenommen wird, mindestens teilweise auf seine säureneutralisierende Wirkung zurückzuführen.

Ich habe ebenso wie Böhm feststellen können, dass „Selbsterholung" auch in reiner NaCl-Lösung eintritt, aber erheblich rascher und stärker in NaCl II. Da die Selbsterholung dadurch zustande kommt, dass funktionswichtige Substanzen, wie Calcium, von seiten des Herzens in die Füllung abgeschieden und in dieser wirksam werden, diese Substanzen aber, wie wir soeben sahen, bei saurer Reaktion weniger wirken, ist kein Grund anzunehmen, dass die Ursache der besseren Erholung in NaCl II als in NaCl eine andere als die neutralisierende Wirkung des Bikarbonats auf die bei der Tätigkeit sich bildenden sauren Produkte ist. Natürlich liegt es von vornherein nahe, anzunehmen, dass die bessere Erholung in NaCl I als in NaCl II in unseren Versuchen auch mit der neutralisierenden Wirkung des Alkali zusammenhängt, und dass sich diese in NaCl I besser vollzieht als in NaCl II. Es kann sich dabei aber kaum um die Neutralisierung der Spuren von sauren Produkten handeln, die bei der Tätigkeit des Herzens in der kurzen NaCl-Periode allenfalls gebildet werden; zu ihrer Neutralisierung müsste auch die 0,01 % Bikarbonatlösung ausreichen. Wollen wir trotzdem die bessere Wirkung der 0,1 %igen Bikarbonatlösung auf bessere Neutralisation durch diese beziehen, so müssen wir annehmen, dass sich diese nicht auf während des Versuches, sondern vor diesem gebildete saure Produkte bezieht, dass mit anderen Worten das frische Herz in nicht neutralisiertem Zustand in den Versuch gekommen ist. Bei dieser Annahme würde auch der grosse Unterschied, der sich bei gut genährten und Hungerfröschen gegenüber NaCl I zeigt, dem Verständnis keine Schwierigkeit machen; er würde auf eine grössere Säuerung der Hungerherzen zurückzuführen sein, eine Annahme, die

1) Gaule, Arch. f. Anat. u. Phys. S. 291. 1878.

mit unseren sonstigen Kenntnissen vom Hungerstoffwechsel in Übereinstimmung steht.

Wenn diese Vorstellung richtig ist, sollte der Unterschied in der Wirkung von NaCl I und NaCl II wesentlich geringer sein bzw. entfallen, wenn die dem Tier entnommenen Herzen nicht direkt bzw. kurze Zeit nach Beginn des Versuches der Wirkung der beiden genannten Lösungen ausgesetzt werden, sondern behufs Neutralisierung von vornherein allenfalls vorhandenen sauren Produkten vorher längere Zeit in bikarbonathaltiger Ringer-Lösung gehalten werden.

Fig. 6 (Taf. V) zeigt, dass in der Tat der Unterschied auch bei Hungerfröschen nach einstündiger Vorbehandlung mit R I sehr gering ist (Periode I und II). Füllt man jetzt wieder längere Zeit bikarbonatfreie Ringer-Lösung ein, so wird er wieder viel stärker (Periode III und IV). Es gelingt also in der Tat durch vorgängige lange Alkalibehandlung den Unterschied zwischen NaCl I und NaCl II sogar beim Hungerherzen zum Schwinden zu bringen. Der Ausfall dieses Versuchs ist kein Beweis — er kann auch anders gedeutet werden (s. u.) —, aber eine Stütze für die Richtigkeit unserer Annahme, dass das Herz sauer in den Versuch kommt und die anfänglich um vieles bessere Wirkung von NaCl I durch seine stärkere Neutralisationswirkung bedingt ist. Weitere Stützen bringt das folgende Kapitel (B). Dabei bleibt die Frage zunächst offen, weshalb ein, wenn auch nur geringer, Unterschied in der Wirkung der beiden Lösungen fast bis zuletzt, da Erholung überhaupt nicht mehr eintritt, bleibt. Vor allem bleibt aber zu erklären, wie es kommt, dass die Pulse in NaCl I, also in der Ca-freien Lösung, anfangs oft kaum niederer sind als in Ringer-Lösung (s. Fig. 3 [Taf. V]).

B. Über die Ursache der absoluten Grösse der Pulse in NaCl I.

Nun habe ich bereits erwähnt, dass Calciummangel überempfindlich macht für Calcium. So war auch die Möglichkeit gegeben, dass Säuerung wenigstens vorübergehend überempfindlich macht für Alkali und sich dies in der Grösse der Pulse während der Neutralisation zeigt.

Auch andere sonst rätselhafte Beobachtungen liessen sich so verstehen. Dahin gehört zunächst die häufig gemachte Erfahrung, dass ein mit NaCl längere Zeit durchspültes Herz bei Zusatz von Bikarbonat sich stark erholt, aber nur vorübergehend; nach unserer

Meinung überwiegt die günstige Wirkung der Empfindlichkeitssteigerung für Alkali die ungünstige, bedingt durch die Calciumfreiheit der Lösung. Ferner findet sich auch in der zitierten Untersuchung von Böhm eine derartige Beobachtung; er schreibt:

„Es war nach den Beobachtungen von Merunowicz, Gaule, Göthlin u. a. zu erwarten, dass die durch Spülung mit bikarbonatfreier Ringer-Flüssigkeit bewirkte Schädigung oder Erschöpfung des Ventrikels durch Zufuhr von Bikarbonat wieder zu beseitigen ist. Füllt man das Herz nach Unterbrechung der Spülung mit Ringer-Flüssigkeit (mit 0,1 ‰ Bikarbonat), so kehrt die Ventrikeltätigkeit, auch wenn sie lange Zeit sistiert war, in der Tat in kurzer Zeit wieder, die Amplitüden steigen in steiler Treppe an, und schon nach etwa 5 Minuten ist die normale, zuweilen auch eine übernormale Schlaghöhe[1]) erreicht."

Ich habe nun, um den speziell in unserem Fall angenommenen, analoge Verhältnisse herzustellen, folgenden Versuch gemacht (s. Fig. 7 [Taf. VI]): Es wurde zunächst der Ablauf der Erholung in NaCl I beobachtet (Fig. 7, *I—IV* [Taf. VI]); es ergab sich dabei die übliche, von Periode zu Periode fortschreitende Abnahme. Jetzt wurde 5 Minuten lang Ringer-Lösung ohne Bikarbonat, aber 1/1 Million Essigsäure enthaltend, eingefüllt und danach wieder die Erholung in NaCl verfolgt; die Pulse waren dabei bedeutend höher als in den vorangegangenen Perioden (Fig. 7, *V* [Taf. VI]).

Nunmehr war noch zu prüfen, ob unter der Bedingung vorgängiger Säuerung die grösseren Pulse in NaCl I sich auch dann zeigten, wenn, wie dies in unseren ursprünglichen Beobachtungen der Fall war, die Herzen nach der Säuerung Gelegenheit hatten, sich erst in R II bzw. NaCl II eine Zeitlang zu erholen; war es doch auffällig, dass diese Perioden zur Neutralisation nicht genügten.

Die Figur zeigt, dass die Erholung von der Säuerung zwar auch in der NaCl II-Periode (Fig. 8, *III* [Taf. VI]) etwas grösser war als vorher, aber besonders gross war sie in der NaCl I-Periode (Fig. 8, *IV* [Taf. VI]).

Die Gesamtheit der Versuche zeigt, dass Alkali nach vorgängiger Säuerung, wo es also seine neutralisierende Wirkung entfalten kann, viel grössere Pulse erzeugt als ohne vorgängige Säuerung; diese macht also in der Tat das Herz alkaliempfindlich, wobei zunächst

1) Im Text nicht gesperrt.

die Frage offen bleibt, was das Wesen der Alkaliempfindlichkeit ist. Hierüber belehrt das folgende Kapitel (C). Ferner zeigt sich, dass die Erholung unter dieser Bedingung in NaCl I sich wesentlich kräftiger gestaltet als in NaCl II; wir waren also in der Lage, unsere Ausgangsbeobachtung unter von uns beherrschten Bedingungen auch im einzelnen zu reproduzieren.

C. Über die Ursache des Fehlens des Unterschiedes in der Wirkung von R I und R II.

a) Beziehungen zwischen Säure-, Alkali- und Calciumwirkung.

Wir haben die Annahme gemacht, und die bisherige Prüfung scheint ihre Richtigkeit zu bestätigen, dass die Herzen sauer in den Versuch kommen; und dass die mindestens zu Beginn bessere Erholung in NaCl I die Folge der stärker neutralisierenden Wirkung dieser Lösung ist. Diese Annahme stösst aber noch auf eine grosse Schwierigkeit. Wenn sie richtig ist, sollte man erwarten, dass ebenso wie NaCl I anfangs günstiger wirkt wie NaCl II, so auch R I anfangs günstiger wirkt als R II. Das ist aber durchaus nicht der Fall; die Pulse des dem Tier entnommenen Herzens sind in diesen beiden Lösungen, ja sogar oft in bikarbonatfreiem Ringer, gleich oder doch fast gleich gross. Es tritt mit anderen Worten der Unterschied im Bikarbonatgehalt nicht oder kaum bei Benutzung von Ringer-Lösung, also calciumreicher, sondern nur bei Benutzung calciumfreier (NaCl I und NaCl II) Lösung in die Erscheinung.

Fig. 9 (Taf. VI) zeigt übrigens, dass er sich nicht nur in calciumfreier, sondern auch in calciumarmer Lösung $\left(\frac{R}{10} = \text{Ringer}\right.$ mit 0,001 $CaCl_2$ und 0,001 KCl$\left.\right)$ zeigt: kaum ein Unterschied der Pulsgrösse in R I und R, enormer Unterschied in 0,1 % bikarbonathaltigem und bikarbonatfreiem $\frac{R}{10}$. Es fragt sich nun, ob und wie dieser Befund mit der Annahme, dass es sich beim Unterschied in der erholenden Wirkung von NaCl I und NaCl II um Neutralisationsunterschiede handelt, vereinbar ist.

Aus jüngst mitgeteilten Versuchen hat Burridge[1]) geschlossen, dass Säurespülung des Froschherzens dessen normale Reaktion gegen Calcium- und Kaliumsalze ändert, und zwar stellt er sich vor, dass

1) Burridge, Quarterly journ. of physiol. vol. 7 p. 167. 1914.

die Säurespülung die Permeabilität von Membranen für diese Salze ändert. Ob letztere Erklärung zutrifft oder nicht, jedenfalls scheint nach den Versuchen Burridge's das saure Herz unempfindlicher gegen die Calciumwirkung zu sein. Ein solcher Befund würde natürlich den von uns gefundenen Unterschied in der Wirkung des Bikarbonatgehaltes einmal von calciumreicher, das andere Mal von calciumarmer Lösung ohne weiteres erklären. Ist, wie in Ringer-Lösung, ein Überschuss von Calcium über die für die optimale Herzaktion benötigte Calciumkonzentration gegeben, so wird sich die Wirkung von Säure, wenn überhaupt, natürlich viel weniger geltend machen müssen als in calciumarmer Lösung, die nur so viel Calcium enthält, als zur Aufrechterhaltung einer geringen Herzaktion gerade notwendig ist.

Die Unterlage der Folgerung Burridge's bilden Versuche, in denen säuregespülte Herzen nach Ersatz der Füllung durch alkalifreien, aber reichlich Calcium enthaltende Ringer sich, wenn auch nur vorübergehend, erholten. Dies Ergebnis steht im Einklang mit anderweit gemachten Erfahrungeu; wir wissen ja, dass es gelingt, einer Herabsetzung der Erregbarkeit dadurch Herr zu werden, dass wir erregbarkeitssteigernde Mittel anwenden, oder dadurch, dass wir die Erregbarkeitsherabsetzung belassen, aber den Reiz steigern. Bei der grossen Wichtigkeit der Frage schien es mir daher notwendig, auch noch zu prüfen, ob Calciumanreicherung der Füllung auch bei gleichzeitiger Gegenwart von Säure günstig wirkt.

Fig. 10 [Taf. VI] zeigt, dass es in der Tat gelingt, die natürlich nicht maximale Säurewirkung durch Steigerung des Calciumgehaltes der die Säure enthaltenden Füllungsflüssigkeit stark abzuschwächen.

Diese Klärung der Säurewirkung lässt uns natürlich auch die Alkaliwirkung verstehen; da Alkali die Säurewirkung aufhebt, muss es derart wirken, dass es die durch Säure gesetzte Herabsetzung der Calciumempfindlichkeit des Herzens behebt.

Diese Wirkung haben wir unter allen Umständen zur Erklärung der beobachteten Erholungswirkungen heranzuziehen, wobei wir zunächst die Frage offen lassen, wie gross ihr Anteil daran ist, und wie gross der Anteil der Abscheidung von funktionswichtigen Substanzen in die Füllflüssigkeit. Mit Rücksicht auf diesen Befund, dass nämlich bei der Erholung in NaCl-Lösung funktionswichtige Substanzen in diese abgeschieden werden und teil an der Erholung haben, ist es wichtig, zu betonen, dass die eben erörterte Alkali-

wirkung ganz unabhängig von dieser Abscheidung eintritt. Wir beobachten sie auch da, wo diese Abscheidung gar nicht wirksam werden kann, weil der Inhalt des Herzens dauernd erneuert wird. So tritt die Erholung eines Herzens von der NaCl-Spülung durch Zusatz von Bikarbonat auch dann ein, wenn man die Durchspülungsflüssigkeit dauernd abfliessen lässt, so dass es gar nicht zu einer wirksamen Anhäufung von Erholungsstoffen in der Herzfüllung kommen kann. In ähnlicher Weise zeigt Fig. 8 [Taf. V], dass die einmal begonnene Erholung in NaCl I weitergeht und steigt, auch bei Wechsel der Füllung: hier wird nur das im Herzen selbst enthaltene Calcium wirksam.

Ob Alkali in Konzentrationen, die über die neutralisierende hinausgehen, die Empfindlichkeit des Herzens für Calcium noch weiter steigert, also eine der der Säure entgegengesetzte sensibilisierende Wirkung ausübt, werden wir im nächsten Abschnitt prüfen. Jedenfalls aber genügt das Bisherige dazu, dass wir eine grosse Reihe von vorliegenden Erfahrungen besser verstehen als bisher; so begreifen wird die alte, bereits oben angeführte Beobachtung, wonach das durch NaCl-Spülung geschädigte Herz auf Bikarbonatzusatz sich erholt; das Herz wird durch die Neutralisation wieder empfindlich für das in ihm enthaltene funktionswichtige Calcium.

Es ist überhaupt die von uns oben nachgewiesene „Alkaliempfindlichkeit" eigentlich nichts anderes als Wiederherstellung der Calciumempfindlichkeit des Herzens.

Es wird die Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, festzustellen, ob der am Herzen erhobene Befund Allgemeingültigkeit besitzt, ob mit anderen Worten die Bedeutung von Säure und Alkali ganz allgemein, wenn auch nicht allein darin besteht, dass sie die Empfindlichkeit für das für die Funktionen so wichtige Calcium bestimmen und den jeweiligen Zwecken des Organismus entsprechend abstufen.

Durch die bisherige Untersuchung sind der Unterschied im anfänglichen Ablauf der Erholung in NaCl I und II namentlich beim Hungerherzen und die einzelnen Erscheinungen dabei zureichend erklärt. Nicht ohne weiteres verständlich ist aber die Tatsache, dass der Unterschied in der Grösse der Erholung in NaCl I einer-, in NaCl II andererseits bis fast zum Schluss des Versuches, wo Neutralisation längst eingetreten sein sollte, wenn auch in geringerem Maasse, anhält. Es ist darum weiter zu untersuchen, ob Natriumbikarbonat etwa noch weitere, vielleicht von der neutralisierenden unabhängige

spezifische Wirkungen hat. Auch nach der letzten zusammenfassenden Darstellung über die Bedeutung der Alkalien für die Herztätigkeit[1]) ist diese Frage noch offen.

b) Kommen dem Alkali ausser seiner neutralisierenden davon unabhängige Wirkungen auf die Herztätigkeit zu?

1. Steigert Alkali die Calciumempfindlichkeit?

So wie mit steigender Säurekonzentration die Calciumempfindlichkeit mehr und mehr fällt, so könnte auch mit steigender Alkalikonzentration die Calciumempfindlichkeit entsprechend ansteigen. In diesem Zustand tritt bekanntlich leicht Kontraktur ein. Es könnte nun für eine durch Alkali bedingte Ca-Empfindlichkeit sprechen, dass in Versuchen, die zur Frage der Alkaliwirkung vorliegen, wiederholt gezeigt wurde, dass man mit Natronlauge eine mit Säure behebbare Kontraktur herbeiführen kann [Gaskell[2]), Burridge]. Tigerstedt hält auf Grund von Versuchen von Ringer Verlängerung der systolischen Kontraktion und Kontraktur für eine spezifische Wirkung auch von Natriumbikarbonat sogar in ganz geringer Konzentration (0,025 %); sie soll sich auch — gerade wie die Calciumkontraktur — durch Spuren von Kalium beheben lassen. Man kann sich aber leicht davon überzeugen, dass Natriumbikarbonat selbst in einer Konzentration von 0,1 % bei Gegenwart von Calcium in der Konzentration der Ringer-Lösung niemals auch nur zu einer Andeutung von Kontraktur führt. Das Herz verhält sich nicht anders, als wenn es ohne Natriumbikarbonat in Ringer schlägt. (Vgl. Fig. 9 Taf. VI *A.* u *B.*)

Ich untersuchte nun, ob bei irgendeiner Alkalikonzentration Anzeichen von einer für Calcium sensibilisierenden Wirkung sich ergaben. Zu diesen Versuchen benutzte ich statt Bikarbonat Natronlauge (Natrium hydricum purissimum e Natrio pro analysi, Merck), einerseits um die bei der Tätigkeit sich bildende Kohlensäure zu binden, andererseits um der bei Verwendung höherer Bikarbonatkonzentrationen unvermeidlichen raschen Ausfällung von Calziumkarbonatspuren zu entgehen; natürlich wurden die laugehaltigen Lösungen vor jedem Versuch frisch bereitet.

Das Ergebnis der Versuche war immer das gleiche: sämtliche

1) Tigerstedt, loc. cit.

2) Gaskell, Journ. of physiol. vol. 3 p. 48. 1880—1882.

Konzentrationen von der eben wirksamen gewöhnlich 0,02 % Natronlauge in Ringer, bis zur maximal wirksamen (0,06 %) hatten nur die eine Wirkung, dass sie zu einer graduell von der jeweils gewählten Konzentration abhängigen Kontraktur (Tonussteigerung) führten.

Das Bild ist also ein ganz anderes, als wir es von Calciumsensibilisierung her, sei es durch Digitalis, sei es durch calciumfreie Durchspülung des Herzens, kennen. Handelte es sich um Calciumsensibilisierung durch NaOH, dann müssten ja deren charakteristische Wirkungen bei steigender NaOH-Konzentration stufenweise und allmählich sich einstellen. Es kann sich demnach nicht um Calciumsensibilisierung handeln. Es erhob sich nun die Frage, ob überhaupt ein Zusammenhang zwischen dieser Alkalikontraktur und Calcium bestehe. Burridge[1]), der zuletzt diese Frage geprüft hat, kam auf Grund seiner Versuche dazu, zwei Arten von Alkalikontraktur zu unterscheiden; die eine soll auftreten, wenn das Herz mit niedriger Natronlauge-Konzentration in Ringer durchströmt wird. Sie sei abhängig von dem in der Lösung vorhandenen Calcium und soll sich leicht beheben lassen. Die zweite tritt auf bei Durchströmung mit Natronlauge in entsprechender Konzentration in NaCl-Lösung. Durch sie wird die rhythmische Fähigkeit des Herzens rasch aufgehoben, und es kommt zu einer einzigen, starken Dauerkontraktur, die sich nicht beheben lässt.

Meines Erachtens handelt es sich nicht um einen grundsätzlichen, sondern nur um einen graduellen Unterschied; die Wirksamkeit geringer Natronkonzentrationen ist geknüpft an das Vorhandensein von mehr Calcium als das der höheren; es genügt nicht das Calcium des Herzens, es muss vielmehr auch Calcium in der Durchströmungsflüssigkeit vorhanden sein; daher Nichteintritt der Kontraktur in NaCl-Lösung, Behebung der in Ringer zustande gekommenen durch natronhaltige, aber calciumfreie Lösung. Für die Wirksamkeit der höheren Konzentrationen genügt das Vorhandensein des Calciums im Herzen selbst; dies aber ist Bedingung: nach Oxalatvorbehandlung tritt die Kontraktur in NaCl-Lösung nicht mehr ein, ebensowenig nach Erschöpfung des Calciumvorrates durch Durchspülung des Herzens. Es ist also die Natronkontraktur geknüpft an die Gegenwart von Calcium. Sie ist aber nicht wie etwa die Digitaliskontraktur in Wirklichkeit eine Calciumkontraktur; dann könnte

1) Burridge, Journ. of physiol. vol. 44 p. 8. 1912.

sie ja nur den höchsten Grad im Bild einer Calciumsensibilisierung darstellen, die aber, wie wir oben sahen, gar nicht eintritt, und weiter müsste auch die durch höhere Natronkonzentration bedingte, wie jede Calciumkontraktur, zum Beispiel auch die Digitaliskontraktur durch calciumfreie Spülung zu beheben sein, was aber nach Burridge's und unseren Erfahrungen nicht der Fall ist. Sie ist also eine Kontraktur sui generis, offenbar der Ausdruck einer von der physiologischen Alkaliwirkung (Neutralisation) durch einen weiten Abstand getrennten chemischen Reaktion der Lauge mit dem Herzen.

Mit Rücksicht darauf, dass wir in unseren Erholungsversuchen bis zuletzt einen Unterschied in den NaCl I- und NaCl II-Perioden beobachteten, galten weitere Untersuchungen der Frage, ob etwa bei niedrigerer Calciumkonzentration als der der Ringer-Lösung ein Unterschied in der Wirkung der Alkalikonzentration sich zeigt. War es auch von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, so lag doch die Möglichkeit vor, dass zur Ausübung der vollen physiologischen Wirkung unzureichende Mengen von Calcium durch Steigerung des Alkaligehaltes wirksamer würden. Ich untersuchte also, und zwar um die Konzentrationsänderung, die infolge der Abscheidung von Calcium aus dem Herzen eintritt, auszuschalten, mittels der Böhmschen Durchströmungsmethode, ob in der Wirksamkeit von $\frac{\text{R I}}{10}$ und $\frac{\text{R II}}{10}$, sowie auch in der von NaCl I mit 0,001 $CaCl_2$ und NaCl II mit 0,001 $CaCl_2$ ein Unterschied sich zeige. In all diesen Versuchen hatte ich, um Neutralisationswirkungen auszuschalten, die Herzen erst 1 Stunde lang in R I schlagen lassen.

Es waren wohl mitunter, aber keineswegs regelmässig, Unterschiede zugunsten der 0,1 %-Konzentration festzustellen, doch waren sie immer äusserst geringfügig; jedenfalls treten sie völlig hinter dem grossen Unterschied in der neutralisierenden Wirkung verschiedener Konzentrationen zurück. Es stimmt dies auch zu sonstigen physiologischen Erfahrungen, wonach Steigerung der Alkaleszenz über eine bestimmte Grenze ohne erkennbaren Einfluss ist.

2. Ist am Wirkungsunterschied von NaCl I und NaCl II ein Unterschied in der Abscheidungsgrösse erholender Stoffe von seiten des Herzens beteiligt?

Wir haben nunmehr noch zu untersuchen, ob an der stärker erholenden Wirkung von NaCl I etwa auch noch eine Mehrabscheidung

der an der Selbsterholung beteiligten Stoffe von seiten des Herzens mitbeteiligt ist. Von diesen kennen wir bis jetzt einmal alkohol-ätherlösliche Stoffe (s. u.), ferner Calcium. Wie rasch die Erholungsstoffe von seiten des Herzens abgegeben werden, und wie wirksam sie sind, zeigt Fig. 11 [Taf. VI].

Es genügt das $^3/_4$ Minute dauernde Verweilen der NaCl-Lösung im Herzen, um sie so anzureichern, dass der hochgradige Erfolg (Fig. 11 nach $A+$) zustande kommt. Der Versuch zeigt aber gleichzeitig, dass es unmöglich ist, die Menge dieser Stoffe physiologisch zu titrieren; es sind ja die Pulse nach $A+$ viel grösser als in der Periode, der der Inhalt entstammt ($I\ 1^1$—2^1). Dieser Wirkungsunterschied kann, da der Inhalt ja der gleiche ist, offenbar nur von Änderungen der Empfindlichkeit des Herzens im Lauf des Versuches abhängen. So macht jegliches Regime für das entgegengesetzte vorübergehend überempfindlich z. B., calciumreiches für calciumarmes und umgekehrt usw. Aber auch der allmähliche Verlust des Herzens an funktionswichtigen Substanzen ändert ja fortwährend seine Reaktion den gleichen Reizen gegenüber. Infolgedessen sind auch alle Versuche gescheitert, die Wirksamkeit der Inhalte von Herzen, die 10 Minuten lang sich in NaCl I bzw. NaCl II erholt hatten, miteinander zu vergleichen; es war die Wirkung auf die Pulsgrösse nicht nur immer viel grösser als in der Periode, aus der der Inhalt stammte, sondern, was wichtiger, fast immer gleich gross, ob die Erholung in NaCl I oder NaCl II stattgefunden hatte.

Ich musste daher die Frage nach der Beteiligung der in die Füllflüssigkeit abgegebenen Stoffe an der Erholung auf anderen Wegen zu entscheiden suchen.

α) Die alkohol-ätherlöslichen Stoffe.

Was zunächst die alkohol-ätherlöslichen Stoffe anbetrifft, so fand ich in Bestätigung der Versuche von Clark, dass sich ebenso wie aus dem Froschherzen, Froschserum und Kaninchenserum, auch aus Rinderserum ein Alkohol-Ätherextrakt gewinnen lässt, der in minimaler Menge zu Ringer zugesetzt, ein durch stundenlange Spülung mit Ringer erschöpftes und nur noch schwach schlagendes Herz momentan völlig erholt, so dass die Pulse wieder so gross werden und bleiben, wie sie am frischen Herzen, also vor der Durchspülung, waren. Wenn an der besseren Erholung in der NaCl I-Periode eine Mehrausspülung von Alkohol-Ätherextrakt, damit die Anwesenheit

einer grösseren Menge in der Füllung, oder auch eine Sensibilisierung seiner Wirkung infolge der höheren Bikarbonatkonzentration mitbeteiligt ist, dann muss sich nachweisen lassen, dass die Erholung in NaCl I mit Zusatz von Alkohol-Ätherextrakt stärker ist als in NaCl I allein. Dem ist aber nicht so.

Dieses negative Ergebnis spricht nicht dafür, dass an der besseren Erholung des Herzens in NaCl I zu Beginn der Versuche eine Mehrausscheidung oder stärkere Wirkung des Alkohol-Ätherextraktes mitbeteiligt ist. Wohl aber scheint es mir bedeutsam zu sein mit Rücksicht auf die Frage nach dem Wirkungsmodus des Alkohol-Ätherextraktes. Schon Clark hat gezeigt, dass er nur wirksam ist bei Gegenwart von Calcium in der Füllungsflüssigkeit, also zum Beispiel in Ringer'scher Lösung, nicht aber bei Fehlen von Calcium, also in NaCl-Lösung.

Ferner hat Clark gezeigt, dass sein Zusatz zu Ringer-Lösung am frischen Herzen wirkungslos, aber äusserst wirksam am durchspülten und so erschöpften Herzen ist. In Erweiterung dieses Befundes konnte ich nachweisen, dass er auch bei geringem Calciumgehalt der Speisungsflüssigkeit (NaCl I mit 0,001 % $CaCl_2$) nicht zu Beginn, sondern nur nach langer Durchspülung des Herzens die Pulse vergrössert. Mit anderen Worten, solange noch alkohol-ätherlösliche Stoffe im Herzen vorhanden sind, ist die Steigerung ihrer Konzentration (durch Zusatz) wirkungslos; es tritt dadurch keine Steigerung der Empfindlichkeit des Herzens auf den Calciumreiz ein; erst wenn sie ausgespült sind, reagiert das Herz auf ihren Zusatz, und zwar derart, dass es auf den Calciumreiz wieder reagiert wie das frische Herz. Daraus geht hervor, dass die alkohol-ätherlöslichen Stoffe des Herzens ähnlich wie Alkali nur die normale Empfindlichkeit des Herzens für Calcium gewährleisten, nicht aber die vorhandene steigern; es bildet also ihre Anwesenheit ebenso wie ein bestimmter Alkaleszenzgrad nur eine notwendige Bedingung für die normale Anspruchsfähigkeit des Herzens auf den Calciumreiz. Wie ich bereits in einer früheren Mitteilung erwähnte, ist es nicht ausgeschlossen, dass unter pathologischen Verhältnissen Fehlen dieser Stoffe unter Umständen Ursache des Herzversagens ist.

Es liegt die Frage nahe, ob nicht die hier in Rede stehenden, für die Funktion des Herzens unerlässlichen alkohol-ätherlöslichen Substanzen die gleichen sind, die für Wachstum und Erhaltung des

Organismus unerlässlich sind, und deren Fehlen die normale Entwicklung bei synthetischer Nahrung illusorisch macht.

β) **Calcium.**

Nachdem Böhm den chemischen, Arima den physiologischen Nachweis geliefert hat, dass während der Erholung in NaCl-Lösung das Herz Calcium abgibt, war an die Möglichkeit zu denken, dass an der besseren Erholung in der NaCl I-Periode etwa eine stärkere Abgabe von Calcium von seiten des Herzens mitbeteiligt sei, sei es als Begleiterscheinung oder Folge der Neutralisationswirkung oder unabhängig von dieser als Alkaliwirkung.

Die absolute Grösse der Calciumabscheidung wiederum dürfte sich richten nach dem Gehalt und nach der Abgabefähigkeit des Herzens, und diese Momente dürften wieder von der Jahreszeit abhängen. Wenigstens führten Burridge[1]) und Sakai[2]) hier nicht weiter zu erörternde Versuchsergebnisse zur Annahme von Saisondifferenzen (Ernährungszustandsdifferenzen?) im gegenseitigen Verhältnis von Calcium zu Kalium. Wahrscheinlich erstrecken sie sich aber auch auf den Bestand an anderen Stoffen, unter anderem die alkohol-ätherlöslichen Substanzen. Auffällig ist jedenfalls der Unterschied in der Grösse der Pulse beim Versuchsbeginn in Ringer-Lösung zugunsten der Winterfrösche (Hungerfrösche)[3]).

Nachdem wir gesehen haben, dass die physiologische Methode zur Bestimmung von Quantitätsunterschieden versagt, war dieser Frage nur auf chemisch-analytischem Weg beizukommen. Diesen Weg hat auf meine Anregung Herr Dr. Lieb eingeschlagen und wird in einer demnächst erscheinenden Mitteilung selbst über die Ergebnisse berichten.

Zusammenfassung.

Es wurde beobachtet, dass die Selbsterholung von Froschherzen in NaCl-Lösung in höherem Grad, und zwar von Hungerherzen in viel höherem Grad eintritt bei Gegenwart von 0,1 % Natrium-

1) Burridge, Quarterly journ. of physiol. vol. 5 p. 357. 1912.

2) Sakai, Zeitschr. f. Biologie Bd. 64 S. 527. 1914.

3) Man hat wiederholt bei Hungertieren eine relative Anreicherung an Asche festgestellt. (Vgl. Lipschütz, Zur allgem. Physiologie des Hungers. Vieweg, Braunschweig 1915.)

karbonat als bei Gegenwart von 0,01 % Natriumbikarbonat. Dieser Unterschied zeigt sich stark nur zu Beginn der Versuche; allmählich klingt er ab und gleicht sich schliesslich aus. In Ringer-Lösung zeigt sich ein Unterschied in der Wirkung verschiedenen Bikarbonatgehaltes nicht.

In Analogie zu den bekannten Wirkungen der Alkalien wurde die Annahme gemacht, dass mindestens eine Ursache der besseren Wirkung von 0,1 %igem Natriumbikarbonat darin liegt, dass die Herzen in nicht neutralisiertem Zustand in den Versuch kommen und 0,1 %iges Natriumbikarbonat stärker neutralisiert als 0,01 %iges Natriumbikarbonat.

In der Tat konnte nachgewiesen werden:

1. Die Selbsterholung eines mit Säure vorbehandelten Herzens vollzieht sich besser in 0,1 %igem als in 0,01 %igem Natriumbikarbonat (Erklärung der besseren Erholung in 0,1 %igem Natriumbikarbonat).
2. Nach vorgängiger Säurung sind die Pulse in NaCl I viel grösser als in der gleichen Lösung ohne vorgängige Säurung; das Herz wird durch Säurung alkaliüberempfindlich (Erklärung der absoluten Grösse der Pulse bei Hungerfröschen in 0,1 %iger natriumbikarbonathaltiger NaCl-Lösung).
3. Säure setzt die Empfindlichkeit des Herzens gegen Calcium herab. Diese Wirkung wird bei geringer Säurung durch den hohen Calciumgehalt der Ringer-Lösung verdeckt, sie äussert sich nur bei geringem Calciumgehalt der Füllung (Erklärung, weshalb kein Unterschied der Pulsgrösse einerseits in bikarbonatfreiem, andererseits in bikarbonathaltigem Ringer, ein grosser aber einerseits in bikarbonatfreier, andererseits in 0,01- oder 0,1 %iger bikarbonathaltiger calciumfreier oder -armer NaCl-Lösung existiert).

Diese Befunde genügen zur Erklärung der Ausgangsbeobachtung. Vielleicht sind bei dieser aber auch noch andere Momente im Spiel. Bei der Prüfung dieser Möglichkeit ergaben sich schon bisher Tatsachen, die auch für die Kenntnis der allgemeinen Physiologie des Herzens bedeutsam sein dürften; so hat sich gezeigt, dass die Alkalien wesentlich dadurch, dass sie neutralisieren, physiologische Bedeutung haben, und zwar liegt die Bedeutung der Neutralisation wie die der Anwesen-

heit einer gewissen Menge jener alkohol-ätherlöslichen Substanzen, die das Herz bei Durchspülung abgibt, darin, dass beide Faktoren notwendige Vorbedingungen für die normale Calciumempfindlichkeit des Herzens darstellen. Eine für Calcium sensibilisierende Wirkung kommt weder den Alkalien über die neutralisierende Konzentration, noch den alkohol-ätherlöslichen Substanzen über die im frischen Herzen gegebene Menge hinaus zu.

An die Mitarbeiter und Leser von Pflüger's Archiv.

Mit dem 171. Bande geht Pflüger's Archiv in die Hände eines anderen Verlegers über. Bei dieser Gelegenheit haben sich Meinungsverschiedenheiten über die Art der Fortführung des Archivs zwischen dem neuen Verleger und mir ergeben, welche mich und meinen bisherigen Mitherausgeber, Herrn Professor Schöndorff, veranlassen, die Redaktion mit dem Schluss dieses Bandes niederzulegen. Wir verabschieden uns daher mit diesem Hefte von unseren bisherigen Mitarbeitern und Abonnenten, denen wir bei dieser Gelegenheit unseren wärmsten Dank für ihre langjährige Unterstützung des Archivs zum Ausdruck bringen möchten, und bitten zugleich, die Manuskriptsendungen und Briefe in Zukunft nicht mehr an uns nach Bonn richten zu wollen.

Hochachtungsvoll

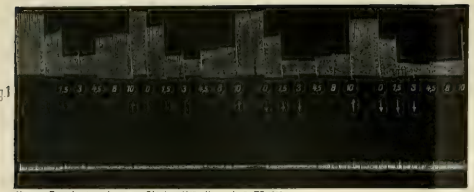
Max Verworn.

Die neuen Herausgeber sind die Herren Geheimrat Professor Dr. E. Abderhalden in Halle a. d. Saale, Geheimrat Professor Dr. A. Bethe in Frankfurt a. Main und Professor Dr. R. Höber in Kiel. Den Verlag hat die Firma Julius Springer in Berlin W 9 übernommen. Nähere Mitteilungen an die Herren Mitarbeiter und Leser folgen im ersten Heft des 171. Bandes.

Die Verlagsbuchhandlung.

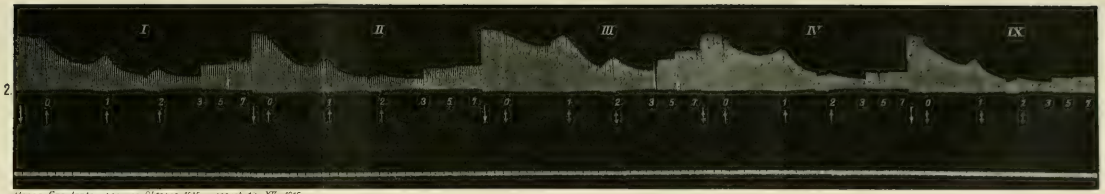
Altenburg
Pierersche Hofbuchdruckerei
Stephan Geibel & Co.

Fig. 1



Ungar. Esculenta: bezogen Oktober 1915. Versuch 6. IV. 1916.
↑ Ringerlösung (bleibt 10' im Herzen)
↓ Na Cl II. (Na Cl 0,6%, Na H CO_3 0,01%)

Fig. 2.

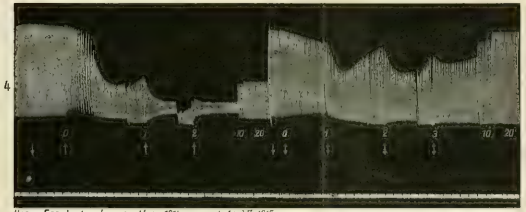


Ungar. Esculenta: bezogen Oktober 1915. Versuch 12. XII. 1915.
↓ R II (Ringer mit 0,01% Na H CO_3) ↑ Na Cl II (Na Cl mit 0,01% Na H CO_3) ↕ Na Cl I (Na Cl mit 0,1% Na H CO_3)
Die V. ist ein VIII. Periode. Nur den Raumerscheinungen halten wegelassen, immer waren die Pulse der Na Cl I Periode etwas höher als die der Na Cl II Periode.

Fig. 3

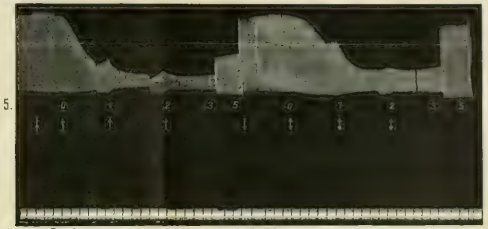
Ungar. Esculenta: bezogen März 1914. Versuch 12. XI. 1915.
↑ R II ↓ Na Cl II ↕ Na Cl I

Fig. 4



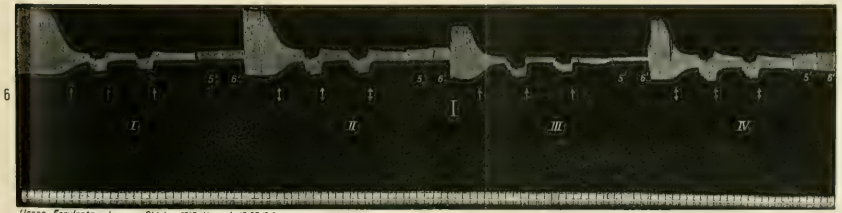
Ungar. Esculenta: bezogen März 1914. Versuch 14. XII. 1915.
↓ R II ↑ Na Cl II ↕ Na Cl I

Fig. 5.



Ungar. Esculenta: bezogen März 1914. Versuch 2. I. 1915.
↓ R II ↑ Na Cl II ↕ Na Cl I

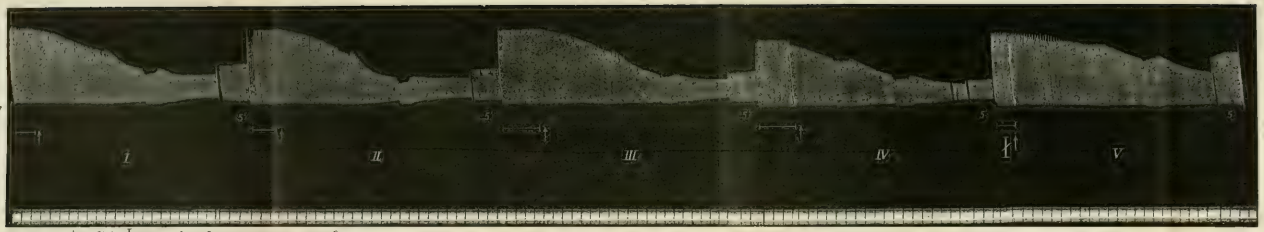
Fig. 6



Ungar. Esculenta: bezogen Oktober 1915. Versuch 18. V. 1916.
Hungerfrosch: vor Periode I. 1 Stunde R I. ↑ Na Cl II ↕ Na Cl I.
I Zwischen Periode II und III 1 Stunde R (Ringer ohne Bicarbonat)

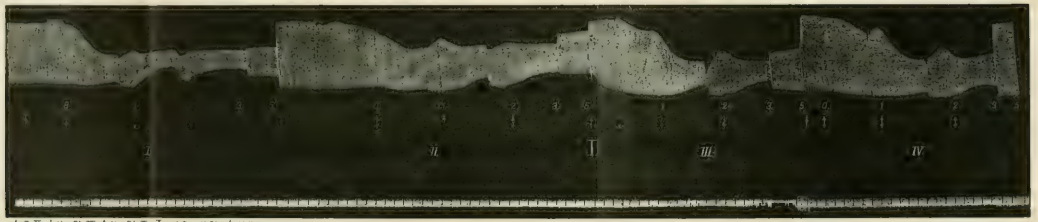
Verlag v. Martin Hager, Bonn

Fig. 7



Ringer ↑ Na Cl I | 5 lang R mit Essigsäure ¹/₁ Million dann R

Fig. 8.



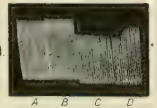
↑ R II ↓ Na Cl II ↕ Na Cl I | 10' R + HCl 1/1 Million

Fig. 9.

↑ RI ↓ R $\frac{I}{II}$ ↑ $\frac{R}{III}$

Alle nach 10' Einwirkung

Fig. 10.

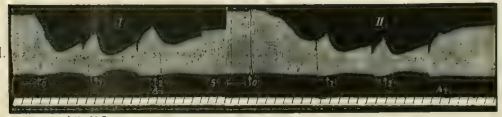


↑ R ↓ R + Ca (1 : 0,02 %)

↕ R + HCl (1/50000 n)

↓ R + Ca (1 : 0,02 %) + HCl (1/50000 n)

Fig. 11.



R II ↑ Na Cl I

Die bei 1° eingefüllte Na Cl I Lösung wurde nach 45' langem Verweilen im Herzen bei A – entnommen in der zweiten Periode bei A+ statt Na Cl I wieder eingefüllt

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 05751